ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 80

9

СЕНТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1995

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера **А. Е. Васильев**

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Е. В. Траскевич*

Корректоры *О. М. Бобылева, Н. И. Журавлева* и *А. Х. Салтанаева*

Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

ЛР № 020297 от 27.11.91. Сдано в набор 08.06.95. Подписано к печати 13.10.95. Формат 70 x 100 $^1/_{16}$. Гарнитура таймс. Печать офсетная. Бумага офсетная. Усл. печ. л. 13.5. Уч.-изд. л. 15.5. Тираж 792 экз. Тип. зак. № 695. С 1239.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН.
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН. 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

УДК 581.5

Ю. П. Кожевников

ПРОБЛЕМЫ ИНТЕРПРЕТАЦИИ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ В РЕКОНСТРУКЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Обзор

Yu. P. KOZHEVNIKOV. THE INTERPRETATION PROBLEMS OF SPORE-POLLEN SPECTRA IN VEGETATIONAL COVER RECONSTRUCTION

Связь спорово-пыльцевых спектров с растительностью является неоднозначной, так как зависит от многих условий. Реконструкции растительности прошлого по спорово-пыльцевым спектрам могут считаться убедительными лишь в том случае, если они опираются на комплекс других исследований, результаты которых отвечают принципу сходимости. В настоящее время многие вопросы формирования спорово-пыльцевых ансамблей только начинают проясняться. Повышение эффективности спорово-пыльцевых анализов возможно при их сопряженности с ботанико-географическими построениями.

Когда был открыт метод определения изменений среды в прошлые эпохи по содержащимся в геологических отложениях спорам и пыльце растений, казалось, что найден универсальный способ исследования истории природы. Вплоть до недавнего времени палинологическому методу придавалось исключительное значение. Были изданы фундаментальные труды по истории растительности и соответственно природных условий для обширных территорий (Godwin, 1956; Гитерман и др., 1968; Муратова, 1973; Iversen, 1973; Хотинский, 1977, и др.). Были осознаны и ограничения этого метода, связанные с трудностями определения многих таксонов до вида, а также с многочисленными воздействиями внешних факторов на процесс формирования спорово-пыльцевых спектров (СПС).

О соответствии локальных поверхностных СПС и растительности

Степень соответствия поверхностных СПС и растительности зависит от многих факторов: географического положения и характера ландшафтов, непосредственного объекта исследования, способов отбора проб, взятия колонок и т. д., субъективных установок (т. е. в интерпретации СПС огромное значение имеют натуралистические склонности авторов, способность их «вживания» в природные процессы настолько, чтобы ощущать их изнутри), наличия переотложенной пыльцы и др.

Одним только географическим положением определяется специфика отношения СПС и растительности. Так, СПС из таежных озер соотносятся с окрестной растительностью иначе, чем СПС из тундровых или степных озер.

Простой перерасчет поверхностных СПС на растительность часто оказывается неадекватным. Автору этих строк приходилось описывать растительность и одновременно брать поверхностные пробы, которые в дальнейшем обрабатывал палинолог, не видевший растительности. Соответствие между растительностью, восстановленной на основе полученных СПС, и реальной растительностью было невелико, а иногда оно отсутствовало.

По мере совершенствования метода СПС возникло множество вопросов о связи получаемых данных с результатами фитогеографических и палеогеографических данных.

В основе определения климатов прошлого по СПС лежит принцип актуализма (Гричук, 1985; Климанов, 1985). Однако понимание точности отражения истории растительности по СПС затруднено вследствие неоднородности самих этих данных и различий представлений о том, как следует описывать растительность (Webb et al., 1979, 1981).

Многие палинологи пришли к заключению, что современные СПС отражают зональный тип растительности (Борисова, 1978; Никифорова, 1978; Новейшие отложения..., 1980; Huttunen, 1980; Pennington, 1980; Антропоген Таймыра, 1982; Ложкин, Прохорова, 1982; Хомутова, 1982; Вострухина, 1983, и др.). Вместе с тем установлено, что в спектрах могут быть выделены локальные, региональные и экстрарегиональные составляющие (Farley-Gill, 1980). Указывается, что поверхностные СПС хорошо соответствуют современной растительности в южной полосе северной тайги, в лесотундре и южных тундрах, тогда как в арктических тундрах и северной полосе северной тайги СПС искажены заносом; СПС коррелируют со среднеиюльской температурой и среднегодовой суммой осадков, т. е. в поверхностных СПС отражаются зональный растительный покров и обусловливающие его показатели климата (Климанов, Никольская, 1983). Пыльца даже ветроопыляемых древесных растений во многих случаях не летит далеко при слабом ветре (Huttunen, 1980). Тем не менее известно, что пыльца *Pinus pumila* (Pall.) Regel встречается на поверхности арктических островов, где кедровый стланик не растет. Л. А. Куприянова (1951) показала, что значение пыльцы древесных растений в поверхностных спектрах высокоарктических островов выше, чем травянистых. Не вызывает сомнения тот факт, что подхваченная восходящими токами воздуха пыльца способна преодолевать огромные расстояния. Скорее всего это особенно характерно для нелесных областей. В лесных регионах разнос пыльцы и спор происходит, как правило, на небольшое расстояние, особенно у травянистых и прочих низкорослых растений. Даже пыльца дубов в лесу распространяется лишь на несколько сотен метров (Семериков, Глотов, 1971).

В условиях лесотундры состав пыльцы древесных пород мало варьирует в разных поверхностных СПС, т. е. довольно сходен как на лесных участках, так и на безлесных, но недревесная локальная пыльца является хорошим индикатором состава и структуры ценоза (Farley-Gill, 1980; Davis, 1981). На р. Пенжине поверхностные спектры соответствуют современной растительности, но количество пыльцы ив и лиственницы не соответствует (ниже) значению этих растений в ландшафте (Борисова, 1978). Однако на формирование озерных палиноценозов в лесотундрах большое влияние оказывают ветровой занос спор и пыльцы и временные водотоки, в результате чего СПС соответствуют лесному типу, так как содержат много пыльцы деревьев, произрастающих на расстоянии от 50 до 250 км от места исследования (Шешина, 1981).

На Баффинову Землю пыльца деревьев заносится за 1200 км с юга (Kelly, Nichols, 1978). Изучение торфяников привело авторов к заключению, что занос этот характеризуется периодичностью: за последние 2500 лет период составил 200—250 лет. В Арктике современные СПС включают в себя пыльцу и споры таежных, лесотундровых и тундровых растений (Куприянова, 1951; Малясова, 1983, и др.).

Имеются данные о дальнем переносе пыльцы и в периоды прошлых эпох. В голоценовых торфяниках востока арктической Канады отмечается обильная пыльца сосны, ели, ольхи, растущих приблизительно на 1000 км южнее. Предполагается, что пыльца заносилась из района южнее и восточнее Гудзонова залива (Barry et al., 1981). Много пыльцы ели, сосны, березы и ольхи отмечается и на северном побережье Аляски в погребенных органогенных отложениях (Walker et al., 1981). Однако в голоцене ископаемая пыльца из органогенных

слоев, вероятно, переносилась на значительно меньшие расстояния, а у некоторых видов деревьев отлагалась практически на месте их произрастания, так как граница леса сдвигалась к северу, в частности на востоке Канады — почти на 1000 км (Tuhkanen, 1980).

Более достоверны данные о дальнем переносе пыльцы в ледниковый период. В поздневисконсинских отложениях Миннесоты (США) встречается пыльца (в частности, пыльца *Ephedra*), которая была перенесена с запада и юго-запада США на расстояние от 800 до 1200 км (Birks, 1981).

В один и тот же период в различных районах по СПС выделяется неодинаковое количество фаз в развитии растительности. Объясняется это существованием в ареале каждой формации стабильного ядра, мало подверженного фазовым изменениям, и «краевых зон», в которых происходит замещение растительностью смежных формаций (Сафарова, 1983). В соответствии с этим при сопоставлении СПС межрегиональная корреляция возможна лишь с учетом физико-географических условий района. P. Moore (1980) полагает, что индикаторная роль любых видов, установленных по пыльце в каких-либо отложениях, весьма ограничена из-за их экологической пластичности и что любой род не может рассматриваться как индикатор условий прошлого, так как в этот род входят разные по экологии виды, а в виды — расы. В качестве примеров он приводит *Artemisia*, *Empetrum*, *Betula nana* L., *Rumex acetosa* L. и др. Все же есть роды, индикаторное значение которых весьма определенно, например *Dryas*. Заключение об индикаторной роли родов должно основываться на монографическом их изучении, включая экологию и географию видов, освещающем происхождение рода и всю его историю (Кожевников, 1984, 1985, 1990). В некоторых случаях ценные в индикаторном отношении роды редко фигурируют в СПС, в том числе из поверхностных проб. Так, продуктивность пыльцы у всех видов рода *Dryas* очень большая, следовательно, слабая представленность пыльцы дриад в СПС обусловлена какими-то причинами, не известными палинологам. Возможно, что эта пыльца не стойка к агентам деструкции.

Индикаторная роль пыльцы *Dryas*, таким образом, ограничена случаями, когда пыльца в спектрах имеется, если же ее нет, то это вовсе не означает, что условия среды не соответствуют условиям произрастания *Dryas*. На севере Аляски отмечено, что, кроме пыльцы *Dryas*, пыльца представителей *Saxifragaceae*, *Leguminosae*, *Papaveraceae*, *Scrophulariaceae* и споры многих мхов также нередко отсутствуют в пробах, что затрудняет интерпретацию тундровой растительности во времени (Walker et al., 1981). Некоторые виды слабо отражаются в СПС, поэтому наличие даже единичных пыльцевых зерен таких растений, как морошка, княженика, седмичник и брусничные, кустарниковые ивы, позволяет говорить о значительном обилии их в фитоценозах (Шешина, 1981).

Таким образом, соответствие современной растительности и СПС, на котором настаивают многие палинологи, является весьма относительным, а перенос этого соответствия в прошлое не может претендовать на достоверность без поддержки других данных. Даже зональная принадлежность территории, установленная только по СПС, может вызывать большие сомнения. Окраинные леса на севере Азии образованы лиственницей, но ее роль в формировании СПС неоднозначна: в верховьях Колымы пыльца лиственницы в современных СПС очень часто отсутствует (Шило и др., 1983); в то же время она обнаруживается на участках, где лиственница не растет, но имеется по соседству (Вощилко, Кожевников, 1982).

О сохранности пыльцы

Давно установлено, что на северо-востоке Азии пыльца лиственницы плохо сохраняется в отложениях. В поверхностных пробах ее значительно меньше, чем можно ожидать по развитию лиственничников. Было предложено выделять

лиственничные леса по обилию пыльцы сопутствующих растений: *Pinus pumila*, *Alnaster*, *Betula exilis* Sukacz., *B. middendorffii* Trautv. et Mey. и присутствию пыльцы древовидной березы и ольхи (Каревская, 1978). Рекомендация эта весьма неудачна, так как перечисленные виды образуют формации и без участия лиственницы, причем в современных ландшафтах значительно чаще. Кроме того, для Монголии установлено, что пыльца лиственницы хорошо сохраняется в ископаемом состоянии и по встречаемости не уступает пыльце других пород. Она значительно выше в СПС лесных почв, чем в СПС озерных аллювиев (Савина, Буренина, 1981).

Между Омском и Томском в русловом и пойменном аллювии, отлагавшемся 44 600 лет назад (далее — л. н.), пыльца лиственницы обильна (Кривоногов, 1982). Для северо-востока Азии также имеются данные о пыльце лиственницы из глубоких аллювиальных слоев (см., например: Нейштадт, Тюлина, 1936). Поэтому правомерен вывод, что при быстром захоронении аллювием пыльца лиственницы сохраняется. Более того, в северных районах обнаружение этой пыльцы в глубинных слоях может быть свидетельством аллювиального происхождения этих слоев. Однако наиболее существенно то, что необнаружение пыльцы лиственницы в слоях не является точным показателем отсутствия лиственницы в исследуемый период. Это доказывается не только современными соотношениями растительности и пыльцевого дождя, но и данными по содержанию пыльцы в желудочно-кишечных трактах крупных травоядных животных плейстоцена, в то время как в слоях, вмещающих труп животного, пыльца лиственницы не содержится (Ukraintseva, 1993).

Критерием выделения спектров кустарниковых тундр рекомендуют считать обилие пыльцы *Betula nana*, *Salix*, *Vaccinium*, *Ericaceae*, *Empetraceae*, *Polygonum bistorta* L., *P. viviparum* L. и др. Для расшифровки спектров арктических тундр необходимо учитывать находки пыльцы *Dryas octopetala* L., *D. punctata* Juz., *Draba* sp., *Polygonum viviparum*, *Saxifraga*, *Asteraceae*, *Caryophyllaceae* и др. (Малясова, 1983). Но перечисленные таксоны могут сосуществовать не только в тундрах, но и в лиственничных редколесьях. Следовательно, при отсутствии пыльцы лиственницы в СПС (в случае ее деструкции) интерпретируются те или иные тундровые условия. Таким образом, нарушается принцип актуализма.

Роль пыльцы местных растений в СПС на Восточной Чукотке соответствует ландшафтной роли пыльцы этих растений, но зависит от генезиса отложений (Давидович, 1978). Очевидно, эта зависимость неоднозначна и состав СПС зависит от многих факторов (характера субстрата, его влажности, карбонатности и т. д.). Э. В. Квавадзе (1979), изучавшая СПС Колхидской низменности, считает, что СПС аллювия более информативны и осреднены, чем СПС почв. Но это, разумеется, зависит от того, с какой речной системой мы имеет дело: нет особого смысла оценивать информативность СПС аллювиев в низовьях больших сибирских рек, поскольку пыльца сюда поступает из разных зон с огромной территории.

В отложениях, выполняющих отрицательные формы рельефа, пыльца имеет лучшую сохранность и ее больше, чем в отложениях грив (Сапоева, 1978). В разрезе могут оказаться либо те, либо другие, и выводы, вытекающие из определений содержания пыльцы в прослое, будут разными.

Особое значение имеет продуктивность пыльцы, отражающая биологические, экологические и географические признаки видов. Древесные породы по-разному представлены в поверхностных СПС. Роль пыльцы одних (сосна, береза, бук и др.) больше, чем роль деревьев, роль других (тополь, липа, клен, вяз и др.), наоборот, меньше (Crowder, Starling, 1980). Карликовая береза в палиноценозах отражена в 10 раз меньше, чем в фитоценозах (Шешина, 1980).

О пыльце родственных таксонов

Многие виды и роды по пыльце неопределимы. Например, пыльца *Chosenia* и *Populus* в пробах не идентифицируется (Каревская, 1978; Sohma, 1993). На электронно-микроскопических фотографиях видно, что хотя скульптура экзины на пыльцевых зернах *Chosenia* и *Salix* различается, качественно она относится к одному типу. Главное, однако, то, что должны сопоставляться целые роды, а не один вид. Поэтому вывод K. Sohma (1993) о том, что род *Chosenia* по пыльце неотличим от рода *Salix*, не может быть отвергнут на основании сопоставления пыльцы *Chosenia* с пыльцой случайных отдельных видов *Salix*.

Различия пыльцы многих индикаторных видов проблематичны, например в роде *Dryas* (Архангельский, Кожевников, 1986). В частности, пыльца *D. punctata* Juz. практически не отличается от пыльцы *D. octopetala* L., что и естественно, так как первый вид фактически является подвидом второго в понимании систематиков, изучавших дриады в природе. Поэтому, когда в публикации приводятся данные о пыльце *D. punctata*, это свидетельствует о склонности автора различать то, что не различается. Если в случае *Dryas* это не столь существенно, так как тут важна констатация рода, то в других случаях выводы, вытекающие из определений пыльцевых зерен до вида, могут интерпретироваться совершенно по-разному, т. е. будет реконструироваться различная растительность, в том числе в зональном отношении. Так, по одним данным, карликовая и древесная березы различаются по размерам пыльцевых зерен (Farley-Gill, 1980; Kolstrup, 1982). Специальные же исследования показали, что размеры пыльцевых зерен *Betula pubescens* Ehrh. s. str. и *B. pubescens* subsp. *tortuosa* (Ledeb.) Nym. очень близки, а в популяциях *B. nana* 84 % пыльцы имеют такие же размеры, хотя в Восточной Гренландии пыльца последнего вида несколько крупнее (Andersen, 1980). Н. И. Филина (1983) не обнаружила достоверных различий для разграничения пыльцы видов берез ни при световой микроскопии, ни при электронной, в связи с чем она призывает к осторожности в определении берез при палинологических исследованиях. Для нас особенно существенно указание на отсутствие четких различий в пыльце древесных и кустарниковых берез, так как произрастание лишь одной из форм характеризует различные зональные условия.

Необходимо отметить, что существование взаимоисключающих представлений о дифференциации пыльцы родственных таксонов может быть вполне объективным явлением, связанным с региональными различиями. На эту мысль наводит ситуация в систематике сосудистых растений: различия локальных популяций в одном регионе отвечают подвидовому уровню, а в другом — видовому. Хорошими примерами являются отношения между *Carex capillaris* L. и *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor., *Minuartia verna* (L.) Hiern. и *M. rubella* (Wahlenb.) Hiern. и др. Возможно, что у широко распространенных видов различия по пыльце в разных региональных популяциях неодинаковы, что может быть связано как с экологией, так и с историей вида. В этом плане должны быть проведены специальные исследования, результаты которых будут ценны во многих отношениях.

О переотложениях пыльцы и спор

Роль переотложенной пыльцы отмечалась палинологами многократно, хотя за таковую принималась лишь экзотическая (древняя) пыльца, тогда как переотложенной может быть и современная пыльца. В морских поверхностных отложениях содержится много экзотической пыльцы, в том числе переотложенной (кедровый стланик, лиственница, ель, пихта и др.), что весьма неадекватно современной растительности побережий (Тер-Григорян, 1978). В озерных отложениях нередко имеется дочетвертичная пыльца, особенно в раннеголоценовых

слоях. Эта пыльца попадала в озера, когда они были крупнее и происходил размыв соседних отложений. Вместе с пыльцой в озера попадал органический материал, который может существенно искажать датирование слоев по радиоуглероду (Nambudiri et al., 1980). Поскольку осадконакопление в разных водоемах весьма различно (Новейшие отложения..., 1980), палиноспектры отложений в больших и малых водоемах за один и тот же временной интервал неодинаковы (Кабайлене, 1979).

СПС донных осадков формируются за счет воздушного заноса пыльцы и спор с огромных территорий. Количественное содержание и состав спектров зависят от гидродинамического режима бассейна и расстояния от места взятия проб до берега (Малясова, 1983). В озерах средней площади (10—100 га) концентрируются пыльца и споры, позволяющие представить региональный СПС (Prentice, 1982).

Переотложенная пыльца древних таксонов весьма характерна и для речных аллювиев. Она вымывается рекой из различных горизонтов, которые могли подвергнуться размыву в сравнительно недавние времена вследствие меандрирования. Вымывание древней пыльцы свидетельствует о ее длительной сохранности в отложениях. Но наряду с этим встречается большое количество дефектных пыльцевых зерен, что влечет за собой неверное представление о палеоэкологических условиях. S. Hall (1981) выявил четыре стадии разрушения пыльцы; по его мнению, чтобы избежать ошибочной палеоэкологической интерпретации, следует учитывать: 1) тип осадка, 2) количество разрушенной и неопределимой пыльцы, 3) общую концентрацию пыльцы в каждом образце. Степень разрушения пыльцы немало зависит от субстрата. Палинологические исследования показали, что процессы окисления отрицательно влияют на сохранность пыльцы, как, например, в древесных и некоторых других торфах (Terasmae, 1979).

Таким образом, существует целый комплекс биологических и физико-географических факторов, нарушающих соответствие современных СПС и растительного покрова.

Был предложен показатель — величина *R*, означающая соотношение пыльцы и растительности для разных таксонов в данном районе. Эта величина определяется с использованием трех статистических подходов: 1) группировки мест со сходными спектрами *R*, 2) оценки величин *R* для группы мест, 3) модели с фоновым компонентом (Parsons, Prentice, 1981). Авторы указали, что из-за разнородности растительности и дальних переносов пыльцы точность палинологических исследований ограничивается.

В специальных опытах установлено, что лишь 64 % видов отражены в поверхностных СПС, а количество пыльцы в последних нередко не соответствует соотношениям продуцирующих ее растений (Romauch, 1981). Для получения соответствия СПС и растительности используются коэффициенты (Шешина, 1981) или регрессивный анализ (Webb et al., 1981). Соответственно и перенесение современных отношений растительности и пыльцевого дождя на прошлое требует различных поправок (Шешина, 1980).

Констатация палеособытий по СПС

На ископаемые СПС распространяются все особенности современных СПС и добавляются новые, неучет которых приводит к искажению представлений о прошлом. Н. Б. Верховская (1986) установила, что в моренах Чукотки и Анадырского края доминирует пыльца древесно-кустарниковых растений, а среди них — ольховник и кустарниковые березы, пыльцы кедрового стланика и ивы мало, отмечена древовидная береза. В целом СПС сходны с современными. На этом основании автор делает вывод, что климат периода оледенения был сходен с современным. Возникает естественный вопрос: почему же в настоящее время там нет оледенения? Ясно, что пыльца в моренах является переотложенной. В

Эстонии предложено даже определять возраст ледниковых отложений по переотложенной в них из межледниковых отложений пыльце широколиственных пород, ольхи, лещины (Лийвранд, 1990).

Интерпретация СПС очень часто не увязывается с происхождением тех элементов рельефа, из которых СПС получены. Так, например, утверждается, что на юге плато Путорана, в бассейне р. Северной, в разрезе долинного зандра спорово-пыльцевая диаграмма «отражает существование в приледниковой зоне безлесных пространств со злаково-полынно-разнотравными ассоциациями» (Сахарова и др., 1983 : 51). Однако долинные зандры формировались в период стаивания ледников. Талые воды и образовали их, вынося песок из предгорных морен. Следовательно, речь должна идти об окончании оледенения, а не о приледниковой зоне в период стабилизации ледников. Естественно, что на песках поселялись прежде всего злаки, полыни и виды разнотравья, как это происходит и в наши дни с видами соответствующей экологии. Но вывод о «безлесных пространствах», строго говоря, распространяется только на зандры, так как по соседству с ними деревья вполне могут произрастать.

Еще недавно принималось, что поля дюн на севере Великих равнин и в Скалистых горах образовались в позднем плейстоцене. Детальное изучение этих дюн с датировками показало, что формирование дюн имеет несколькофазную историю, но основная масса дюн образовалась в голоцене, в том числе в раннем — 10 000 л. н. После короткой эпохи гумидного климата в среднем голоцене (7.5—5 тыс. л. н.) произошла резкая аридизация климата, в результате которой деградировали стада бизонов и активизировались дюнные процессы (Ahlbrandt et al., 1983).

Само наличие спор и пыльцы иногда является основанием для палеогеографических заключений. Ю. П. Пармузин (Путоранская..., 1975; История..., 1981) отрицает покровное оледенение плато Путорана, опираясь на тот факт, что колонки донных отложений озер содержат пыльцу и споры по всей длине, т. е. без перерыва. Многочисленные показатели покровного оледенения им во внимание не принимаются, и доводы А. С. Ендрихинского (Путоранская..., 1975) он истолковывает в свете своей идеи: если бы было покровное оледенение, то в накоплении пыльцы и спор в донных отложениях озер наблюдался бы перерыв, т. е. имелись бы слои, не содержащие пыльцы и спор. В действительности же в ходе покровного оледенения седиментогенез не происходил. Об этом свидетельствуют висячие долины над озерами; по этим долинам в начале оледенения ледники спускались в озерные котловины, бронированные льдами до более высоких уровней, чем современный урез воды. Троговые ледники текли по льду над озером и выносили все свое содержимое дальше, за пределы котловины. Таким образом, в озера, скрытые мощным слоем льда, не поступал материал для донных отложений. Поэтому осадконакопление прерывалось на весь период, пока существовали льды. Когда началось их таяние, талые воды выносили за пределы озерной котловины все, что заключалось во льдах, до тех пор пока уровень льда не опустился до того слоя, который образовался в озере изначально. Только тогда сложились условия для продолжения осадконакопления и доледниковые слои состыковались с послеледниковыми. Таким образом, отсутствие перерыва спор и пыльцы в озерных донных отложениях прекрасно увязывается с покровным оледенением, а не противоречит ему и к тому же согласуется с прочими данными о мощном куполообразном оледенении плато Путорана (Гросвальд, 1983).

Что отражают направленные изменения СПС — действительные изменения климата или фактор времени?

В большей части палинологических работ оценивается относительная роль пыльцы таксонов, а абсолютное ее содержание часто вовсе не указано. Однако абсолютное содержание пыльцы является важным показателем растительности

прошлого. В одной пыльцевой зоне абсолютное содержание пыльцы может сильно различаться (Lamb, 1980) и свидетельствовать о различных типах растительного покрова. Так, в нижней части зоны ольха—пихта—ель в юго-восточном Лабрадоре (Lamb, 1980) пыльцы этих растений было мало, что можно интерпретировать как отражение лесотундровых условий; в верхней части этой же пыльцевой зоны количество пыльцы резко возросло, что свидетельствует о лесной зоне. Таким образом, одни и те же доминанты создают разные типы растительного покрова, что прослеживается по абсолютному количеству пыльцы. На наш взгляд, подобные данные свидетельствуют не об изменении условий, а скорее о проявлении фактора времени в неизменных условиях, в результате чего лесотундровый тип растительного покрова сменяется лесным. Такая перестройка растительности не обязательно связана с прогрессирующим улучшением условий. Более существенно то, что не было их ухудшения и уже это обеспечивало переход древесной растительности из категории редколесий в категорию тайги. Даже добавление нового доминанта могло быть обусловлено только временем, необходимым для миграции его в данный район из соседних районов.

Со временем связано и географическое различие слоев одного периода в изменяющихся условиях. Показано, в частности, что в связи с потеплением в голоцене наблюдается временной сдвиг: на юге Дальнего Востока теплолюбивые широколиственные леса начали интенсивно развиваться уже в бореальное время, а на европейской части СССР — в атлантическое (Хотинский, 1982). Однако дело здесь не в каком-то сдвиге, а в том, что на юге Дальнего Востока широколиственные породы сохранялись в период оледенения, тогда как в Восточной Европе они исчезали, и потребовалось время, чтобы они мигрировали из более южных районов.

Иногда уменьшение пыльцы ели в слоях объясняют потеплением и сокращением количества осадков (Bourgeois, Geurts, 1983). Такая интерпретация может быть и верна, но нельзя исключить и того, что более адекватным объяснением является фактор времени, а не изменение условий. Разумеется, судить о палеоклимате по изменению содержания пыльцы в слоях одного только вида, пусть даже индикаторного, весьма ненадежно. Поэтому разрабатываются способы определения климата с учетом некоторой совокупности функционально связанных видов. Например, суть определения палеотемператур по палинологическим данным состоит в том, что для каждого интервала (через 1 °C) искомых температур вычисляется сумма произведений вероятностей каждых рода и вида древесных растений на их процентное содержание в пробах. Интервал, в котором сумма будет максимальной, даст наиболее вероятную температуру существования сообщества по современным температурным требованиям деревьев. Проверка точности сделана для современности; отклонения восстановленных температур от истинных составили ± 1 °C (Бурашникова и др., 1979). Результаты, полученные с помощью данного метода, широко признаны в России. Метод восстановления палеоклиматов по СПС был усовершенствован (Климанов и др., 1980). Его точность оценивалась вычислением параметров климата по современным СПС, что легко проверить. Оказалось, что температуры, рассчитанные по разным родам и видам, неплохо совпадают в лесной зоне, а в тундре, лесотундре и степи ошибка весьма существенна.

Несмотря на успехи в реконструкции палеоклиматов по СПС, одни палинологи считают, что современное состояние изученности морфологии пыльцы, биогеографии и экологии современных растений не позволяет получить сколько-нибудь определенного представления о растительности позднеледниковья (Moore, 1980); другие выражают сомнение в надежности палинологического метода для палеогеографических реконструкций на территориях горных оледенений (Рудой, 1980). Однако и на равнинных территориях результаты применения этого метода часто вызывают сомнения. Так, например, когда С. В. То-

мирдиаро (1976, 1980 и др.) пишет о степях, интерпретируемых по СПС эоловых отложений, он не указывает, что соответствующая пыльца могла быть перенесена ветром и осаждена вместе с пылью. Ведь иного представить себе невозможно. Для Полярного Урала выяснено, что на территории с большим снегонакоплением много заносной пыльцы, а там, где снег не накапливается, преобладает пыльца местных растений (Сурова, 1982). Этим доказывается роль ветра при совместном переносе пыльцы и другого материала, будь то снег или лёссовые частицы.

Согласно P. Huttunen (1980), одна из проблем интерпретации СПС — для какой площади они репрезентативны; другая проблема — точное датирование слоев с СПС. По его мнению, радиоуглеродные датировки не пригодны для исследования быстрых сукцессий.

Так же как в методе СПС, в методах абсолютного датирования по мере их использования обнаружено множество факторов, вносящих погрешности (Schove, 1978; Suess, 1978; Chambers et al., 1979; Mattewes, 1981; Nielsen et al., 1982; Vogel, 1983; Иванов, Клейменова, 1984; Edwards, Thompson, 1984; Сулержицкий и др., 1986, и др.). Полагают, что раннеголоценовый всплеск солнечной активности, показанный еще М. Миланковичем, сильно повлиял на весь углерод Земли, поэтому соответствующие датировки по ^{14}C недостоверны (Ritchie et al., 1983). На VII Всесоюзном совещании по четвертичному периоду была предложена новая технология метода термолюминесцентных датировок и показана ошибочность прежней, приведшей к обилию неверных дат, существующих в литературе; было принято специальное обращение к исследователям (Шлюков и др., 1990). Надежным теперь представляется неоднократное датирование одного образца по возможности разными методами.

Как указывал R. West (1970), палеоботанические данные должны выстраиваться на хорошо изученной стратиграфии разреза или скважины, что послужит основой для дальнейших корреляций. По его мнению, сами по себе палинологические данные не могут быть основой для межрегиональных корреляций. Однако необходимо использовать историю растительности как критерий для возможных корреляций, так как именно смены растительности отражают изменения климата в данном регионе. Не оспаривая точку зрения известного английского палинолога, отметим, однако, что палеоботанические исследования как раз и служат для реконструкции растительного покрова, т. е. они первичны, но должны сочетаться с другими методами с учетом многочисленных ограничений, о которых сказано выше. Иначе различные результаты палинологических исследований вступят в противоречие одно с другим. Например, по СПС из ледниковых отложений и отложений подпрудных озер Верховская (1986) сделала вывод о том, что периоды деградации и отсутствия ледников на Чукотке характеризовались тундровой и тундростепной растительностью, холодным и сухим климатом, а периоды роста ледников — березово-лиственничными, лиственничными лесами и редколесьями с примесью ели, относительно мягким и влажным климатом с многоснежной зимой. Другие палинологи выражают принципиально иную точку зрения. Именно по данным анализа СПС установлено, что на востоке азиатской Арктики в плейстоцене в связи с неоднократными изменениями климата происходили изменения растительного покрова. Чередовались холодные и теплые фазы. Холодные фазы характеризовались растительностью тундростепной, теплые — северотаежной с участием лиственницы, древовидной березы, иногда ели. Становление современного растительного покрова произошло в голоцене (Giterman, Golubeva, 1967; Гитерман и др., 1968; Гитерман, 1985). Бытовавшее среди американских исследователей мнение о мягком плювиальном климате в период оледенения было отвергнуто многими авторами (Davis, 1981; Ritchie, 1982, и др.), установившими, что данные по СПС, смещению границ леса и т. д. более согласуются с концепцией сухого холодного климата, в то время как термофильные и мезофильные растения, которые

привлекаются для подтверждения гипотезы мягкого климата, ныне обитают и в холодных сухих условиях. Возможно, что мягкий и влажный климат преобладал от 14 000 до 9000 л. н., когда ледниковые покровы отступали и температура воздуха поднималась. С этим хорошо согласуются палинологические данные (Cwynar, 1982; Ritchie, 1982, 1985).

В Северной Америке с начала голоцена начали образовываться торфяники на прежде занятых льдом местах или на местах перигляциальных ландшафтов. В бассейне р. Маккензи торфяник Джон-Клондайк мощностью 4.7 м существует начиная с 9600 л. н. (Matthews, 1980). Прежние представления о том, что на северо-западе Америки и в Берингии существовали тундростепи, отвергнуто палинологами, установившими, что насыщенность пыльцой и спорами соответствующих слоев на порядок ниже, чем в степях, и что содержание органического вещества в этих слоях сопоставимо с таковым полярных пустынь (Cwynar, Ritchie, 1980; Ritchie, Cwynar, 1982). Эти данные очень хорошо увязываются с экологией и географией видов, рассматриваемыми под историческим углом зрения.

На севере Европы ксерофитная растительность в районах, освобождавшихся ото льда, также отсутствовала. После окончания оледенения на Кольском п-ове существовала единая перигляциальная зона, сменившаяся в бореальный период березовыми лесами и редколесьями (Лебедева, 1983). На карте европейского северо-востока в приледниковой зоне показаны полярные пустыни, на месте которых позднее сформировались сосновые леса (Палеогеография..., 1982). Последний вывод не согласуется с ботанико-географической ситуацией на северо-востоке Европы. Он основан на интерпретации СПС из очень редких, далеко отстоящих друг от друга разрезов. Приводимые СПС показывают, что первой древесной породой на освобождавшихся ото льда и его влияния пространствах была ель, а не сосна. Свидетельств о сухом и теплом климате в раннем голоцене нет. Однако в более южных районах признаки ксерофилии обнаружены не только в растительном, но и в животном мире. В раннеголоценовых отложениях (9.2—7.8 тыс. л. н.) в средней тайге Коми АССР найден панцирный клещ, обычный в Средиземноморье, Средней Азии, на севере Африки, в Крыму, который известен также в бореале Финляндии (Михальцова, Криволуцкий, 1981). На юге Среднерусской возвышенности в начале голоцена были распространены ксерофитные ковыльные степи с обилием маревых и полыни, а по долинам — разреженные заросли дуба, ольхи, ивы (Серебряная, 1979).

Геолого-геоморфологический анализ и СПС

Представления о послеледниковом времени на территории Евразии в последние годы существенно изменились. Установлено, что на громадных пространствах существовали водоемы (Архипов, 1981, 1982; Гросвальд, 1983), подобно тому как это имело место в Северной Америке, где площадь внутреннего водоема от Скалистых гор до оз. Верхнее составляла около 2 млн км^2, а береговая линия достигала высоты 438 м над ур. м. (Schreiner, 1983). Единая трансконтинентальная система водоемов простиралась от Монголии до Средиземного моря, т. е. на территории, вытянутой более чем на 9000 км (Волков, Волкова, 1981). На севере Европы существовала своя цепь озер (Чеботарева, Фаустова, 1978; Исаченков, 1979; Seppälä, 1980; Палеогеография..., 1982). Приледниковые водоемы имелись также на Таймыре и на северо-востоке Азии (Новейшие отложения..., 1980; Исаева и др., 1986). Естественно, что обширные водные поверхности оказывали существенное влияние на природные режимы, на растительность, на формирование СПС. Однако в большей части палинологических работ, посвященных раннему голоцену на соответствующих территориях, о при- и постледниковых водоемах не упоминается.

Исторические смены растительности, устанавливаемые по СПС, часто не опираются на определения абсолютного возраста слоев и сами по себе не дают таких оценок. Для временнóй привязки часто используются геологические данные. В ряде работ постулировался позднеледниковый возраст первой надпойменной террасы, поскольку такие террасы действительно существуют. Было бы большим облегчением для исторических построений, если бы все первые надпойменные террасы, хотя бы в одном широтном поясе, имели позднеледниковый возраст. Однако в природе ничего не происходит однозначно. В бассейне р. Лены поверхности террас 18—22 м выс. имеют возраст 36 100 ± 200—50 000 ± 2000 лет, 10—15 м выс. — 8160 ± 20—12 700 ± 150 лет, а поймы — 3200 ± 400—5230 ± 70 лет (Шофман, 1980). Таким образом, представление о том, что все первые надпойменные террасы имеют один возраст, ошибочны, и реконструированные условия среды по СПС из них могут оказаться относящимися к иному времени. Так, первая терраса р. Яны имеет возраст всего 550 лет, а первая терраса р. Дулгалах — 8300—9400 лет (Колпаков, 1979). Число речных террас зависит от многих факторов и далеко не всегда отражает климатические ритмы (Гричук, 1981). Формирование террас происходило по разным причинам и неодинаково.

Для речных долин Верхнеколымского нагорья установлено (Постоленко, Джобадзе, 1982) следующее: 1) террасы, выраженные в рельефе долины, не образуют последовательно непрерывного ряда; прерывистость его объясняется не только плохой сохранностью древних террас, но еще и наличием погребенных террас; 2) в современных долинах на одних и тех же относительных высотах залегают аллювиальные отложения разного возраста; 3) одновозрастные отложения могут иметь в бассейне разное гипсометрическое положение, отличающееся от основной закономерности пространственного соотношения, что обусловлено морфоструктурной характеристикой не только целых долин, но и их отдельных участков. Бассейн р. Колымы расположен в области прогибания, которое обусловило погребение речных террас молодым аллювием (Гричук, 1978). В разных бассейнах в одно и то же время формировались различные террасы (Бардеева и др., 1980). Иногда позднеплейстоценовая терраса едва отличается по высоте от поймы, как, например, близ Новосибирска (Волков, Архипов, 1978). Согласно работе М. П. Гричук (1981), углубление долин происходило в условиях минимальной, а не максимальной водности рек.

Определение абсолютного возраста не всегда возможно без дополнительных анализов. Х. А. Арслановым с соавт. (1983) было отмечено, что возраст террас часто не может быть достоверно определен по ^{14}C из-за переотложений, в результате которых нижние слои оказываются более молодыми, чем верхние; авторы поэтому считают более надежным геолого-геоморфологический метод определения возраста террас. Однако и этот метод сам по себе может привести к обескураживающим результатам.

Мы уже отмечали, что возраст ископаемого торфяника в толще террасы р. Бикады на Таймыре по геолого-геоморфологическим показателям, а также по аналогиям был определен как каргинский (Кожевников и др., 1993). Датировка торфа в верхней части этого торфяника Арслановым дала неожиданный результат — 2160 ± 100 лет. Следовательно, перекрывавшая торфяник толща песка мощностью 1.4 м возникла совсем недавно. Поскольку она занимает большую площадь, то оставалось непонятным происхождение огромной массы воды, намывшей эту толщу менее чем 2000 л. н. Было сделано предположение об усилении переноса атлантических воздушных масс и соответствующем увеличении осадков. Однако с самого начала это объяснение казалось неудовлетворительным. Усиление переноса атлантических воздушных масс, безусловно происходившее (что фиксируется по многим признакам), все же не могло вызвать катастрофического обводнения р. Бикады в то время, когда на других реках, текущих с гор Бырранга, этого не произошло. Догадка пришла уже после публикации статьи. Суть ее состоит в том, что огромная масса воды хлынула в долину р. Бикады в результате спуска гигантского озера в долине р. Малахай-тари. Из гор Бырранга эта река вытекает сквозь высокий скалистый проход, образованный отрогами. Проход возник как разрывное нарушение горной складки при поднятии гор. Пока его не было, складка подпруживала крупный долинный водоем, образовавшийся еще при стаивании сартанских льдов. Когда же в результате напряжения от поднятия гор произошел разрыв складки, воды этого водоема, хлынувшие

из горной части долины р. Малахай-тари, произвели огромную работу по размыву и переносу рыхлого материала. Этим объясняется не только происхождение песчаной толщи над торфяником, но и бедность как песка, так и торфа пыльцой и спорами, бо́льшая часть которых является переотложенной и дефектной, как явствует из анализов В. В. Украинцевой в упомянутой статье.

Данный пример убеждает в том, что при использовании геолого-геоморфологического метода нужно учитывать и смежные территории, имеющие функциональную связь с исследуемой. Эта связь обеспечивается реками, переносом воздушных масс и т. д. Ее выраженность претерпевает исторические изменения под влиянием внешних (изменения климата) и внутренних (тектоника) процессов. Последние нередко определяют первые, т. е. климатические изменения обусловливаются тектоническими движениями.

Так, на Чукотке изостатическое поднятие гор привело к усилению океанических черт климата, в результате чего континентальная растительность деградирует (Кожевников, 1989, и др.); в финской Лапландии на месте современных тундр 5—7 тыс. л. н. существовали обширные сосновые леса, их исчезновение связано с ухудшением климата, отчасти из-за постепенного поднятия Фенноскандии (Eronen, 1979).

О направлениях климатических изменений

Изменения климата в одних регионах связаны с таковыми в других, но направление изменений не обязательно совпадает. Если на севере Евразии в последние тысячелетия повсеместно фиксируется похолодание с увеличением влажности, то в Северной Монголии после климатического оптимума в голоцене возрастает континентальность климата, в связи с чем началось отступление темнохвойных пород (кедр, ель) на более высокие уровни в горы. По этой же причине на лес наступает степь. Эта тенденция возникла в субатлантическое время и продолжается поныне (Савина и др., 1981). В Северной Монголии и в Южном Хангае установился влажный период 5—2 тыс. л. н. О нем свидетельствуют прослои щебнистого материала в аккумулятивных гласисах, солифлюкционные прослои и языки, молодые врезы в древних аллювиальных конусах, отличающиеся преобладанием крупного неокатанного материала в аллювии. Из-за наступивших впоследствии аридных условий эрозионные формы влажного периода сохранились практически без изменения. В Южном Хангае после 2 тыс. л. н. и до настоящего времени происходит похолодание с прогрессирующей аридизацией (Klimek, 1980). На севере Евразии со времени климатического оптимума отмечается увеличение влажности, что сопровождается экспансией ели на запад (Лебедева, 1983, и др.) и мелколиственных древесных пород, а также *Pinus pumila* на северо-восток (Шило и др., 1983; Kozhevnikov, 1993). Наряду с увеличением влажности происходило понижение температур, что усиливало эффект океанического климата. При достижении некоторого предела в соотношении влажности и температур экспансия деревьев прекратилась и увеличилось заболачивание территорий по всему северу. В целом это соответствовало субатлантическому периоду, в течение которого происходили кратковременные флуктуации потепления, сопровождавшиеся продвижением деревьев к северу. Последняя такая флуктуация произошла, как известно, в нашем столетии. В первой его половине лиственница значительно выдвинулась к северу на Таймыре. Это событие четко прослеживается при ботанико-географическом анализе, но оно совершенно не отражено в результатах палинологических исследований Таймыра (Антропоген Таймыра, 1982). В других фундаментальных трудах также именно наиболее близкие к нам изменения растительности (скажем, за последние 2000 лет) палинологически отражены с наименьшей полнотой, хотя они увязываются с историческими событиями (Абрамова, 1990, и др.). На Чукотке происходит деградация кустарниковой растительности, и граница южных тундр сдвигается в глубь Чукотки. Этот процесс, установленный по ботанико-географическим показателям (Кожевников, 1989, 1993), подтвердился

и с помощью анализа СПС поверхностных проб, обработанных Украинцевой (Кожевников, 1995). Однако в данном случае динамическая тенденция растительного покрова была известна ранее и анализ СПС проводился при существующей гипотезе.

О совершенствовании палинологических исследований

Совершенствованию метода СПС путем его увязки с данными других наук посвящено немало работ (Елина, 1981; Боярская, Гунова, 1982; Chotinski, 1982; Blakharchuk, 1988; Елина, Юрковская, 1990, и др.). С помощью СПС определены пики голоценовых климатических колебаний на территории бывшего СССР (Klimanov, 1988). При этом отмечено, что колебания температуры происходили на названной территории синхронно, хотя с разной амплитудой, тогда как изменение количества осадков было асинхронным. По-видимому, прежняя точка зрения о разнонаправленных изменениях температуры в Арктике и в южных районах (Средняя Азия) отвергается, что пока не кажется достаточно убедительным. Возможно, что сама методика расчета корреляций отдельно по температурам и осадкам является дефектной. Не установлено в цитируемой работе и потепление в начале нашего века, оставившее глубокие следы в растительном покрове Субарктики. О последнем событии в палинологической литературе вообще не упоминается, хотя результаты его изучения легко сопоставимы с ботанико-географическими данными, что, несомненно, полезно для метода СПС.

Многие палеогеографические выводы, основанные исключительно на СПС, имеют весьма ограниченную ценность, если не сказать больше. Например, выделение палинозон на диаграммах, особенно не имеющих временны́х привязок, зачастую не дает полезной информации, хотя сопровождается каким-либо умозаключением вроде того, что в зоне *x* пыльцы такого-то вида стало больше или меньше по сравнению с зоной *y*. Само количественное содержание пыльцы может быть результатом внешнего локального воздействия (вымывания, вмывания и т. п.), как было отмечено выше в случае катастрофического спуска водоема, вызвавшего промывание торфяника. Интерпретация СПС в таких случаях приводит к ложным выводам об изменениях в растительном покрове, а попытка корреляции выделяемых палинозон окончательно искажает исторические события.

На основе анализа СПС иногда делают заключения, не адекватные возможностям метода. Например, отмечено, что временны́е изменения одного и того же ландшафта в голоцене, как и в современных ландшафтах при движении с севера на юг, характеризуются тем, что по мере нарастания потепления все более усложняется и дифференцируется растительный покров (Хотинский, 1982). Но растительный покров современных ландшафтов на севере нельзя считать более простым и менее дифференцированным, чем на юге. Усложнение растительного покрова связано не с потеплением, а с общим ходом истории, включая эволюцию растений в макро- и микромасштабах. Более естественно ожидать от палинологов заключений о флористическом богатстве регионов в разные исторические периоды. Но на этом пути палинологический метод себя исчерпывает, так как мало проку в идентификации представителей сем. *Gramineae* без возможности установить виды этого семейства. Все же с помощью палинологических данных можно было бы существенно корректировать ботанико-исторические построения на основе экологии видов и их ареалов. Так, нами установлено, что в каргинское время на Чукотке отсутствовало около 170 видов по сравнению с современной флорой этого региона. Отсутствующих видов, несомненно, было больше, но ботанико-географический метод не позволяет рассматривать виды, ареалы которых охватывают азиатские и североамерикан-

ские территории. Трансконтинентальные миграции таких видов происходили задолго до каргинского периода, позднее северные границы их ареалов пульсировали в соответствии с оледенениями и межледниковьями. Но достигали ли они в каргинское время Чукотки? Направленные палинологические исследования могли бы прояснить этот вопрос, как и многие другие, возникающие при реконструкции истории флор.

Заключение

Палинологические исследования являются необходимым способом познания растительного покрова и природы вообще. За последние десятилетия на основе СПС получены разнообразные результаты по хронологии событий и пространственным изменениям среды обитания. Вместе с тем выявились многочисленные противоречия, для устранения которых требуются новые подходы и осмысление результатов. Неоднозначные данные о соответствии современной растительности и поверхностных СПС свидетельствуют о необходимости проведения совместных геоботанических и палинологических исследований. При этом особое внимание следует уделить региональным характеристикам пыльцы и спор. Важно сопоставить СПС территорий с равновесным и неравновесным растительным покровом, исследовать природные рубежи как переходные полосы. Интерпретацию СПС необходимо увязывать с геолого-геоморфологическим анализом не только района исследований, но и соседних районов. Наряду с исследованиями глобального порядка целесообразно углубить региональные исследования, включая палинологические данные в синтетическую картину развития природы.

Палинология столь тесно связана с другими науками о природе, что стремление палинологов к автономии не может дать положительных результатов. Необходимость сопряжения палинологических и ботанико-географических исследований следует особо подчеркнуть. Это будет способствовать лучшему пониманию истории природной среды, так как только при таком подходе можно реализовать принцип актуализма, провозглашенный в качестве ведущего самими палинологами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Т. А. Палеогеография аридной зоны СССР в эпоху средневековья // Четвертичный период... VII Всесоюз. совещ. Тез. докл. Таллинн, 1990. Т. 1. С. 7—8.

Антропоген Таймыра. М., 1982. 184 с.

Арсланов Х. А., Лавров А. С., Потапенко Л. М. Новые данные о позднеплейстоценовом оледенении севера Западной Сибири // Оледенения и палеоклиматы Сибири в плейстоцене. Новосибирск, 1983. С. 27—35.

Архангельский Д. Б., Кожевников Ю. П. Морфология пыльцы рода *Dryas* (*Rosaceae*) и некоторые вопросы его систематики // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 605—609.

Архипов С. А. Современные идеи и направления в исследованиях ледникового периода в Сибири // Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1981. № 494. С. 7—14.

Архипов С. А. Некоторые актуальные проблемы палеогеографии Западно-Сибирской равнины // Геологические события антропогенного времени на территории Сибири. Новосибирск, 1982. С. 61—63.

Бардеева М. А., Исаева Л. Л., Андреева С. М. и др. Стратиграфия, геохронология и палеогеография позднего плейстоцена и голоцена севера Средне-Сибирского плоскогорья // Геохронология четвертичного периода. М., 1980. С. 198—207.

Борисова З. К. Спорово-пыльцевые спектры современных отложений бассейна реки Пенжина (Северное Приохотье) // Палинологические исследования на Северо-Востоке СССР. Владивосток, 1978. С. 81—86.

Боярская Т. Д., Гунова В. С. О сопряженности результатов палинологического и диатомового анализов (на примере Чукотского опорного разреза) // Новейшая тектоника, новейшие отложения и человек. М., 1982. № 8. С. 131—134.

Бурашникова Т. А., Муратова М. В., Суетова Н. А. Палеотемпературы в эпоху максимума последнего оледенения на территории СССР // ДАН СССР. 1979. Т. 244. Вып. 3. С. 723—727.

Верховская Н. Б. Плейстоцен Чукотки. Владивосток, 1986. 112 с.

Волков И. А., Архипов С. А. Четвертичные отложения района Новосибирска. Оперативно-информационный материал // Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1978. С. 89.

Волков И. А., Волкова В. С. Осадки трансгрессивных фаз плейстоценового Мансийского озера и великая система стока ледниковых вод Сибири // Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1981. № 494. С. 85—91.

Вострухина Т. М. Палинологические комплексы террасовых отложений полуострова Ямал // Тр. Западно-Сибирского н.-иссл. геолого-разведочного нефтяного ин-та. 1983. № 178. С. 147—151.

Вощилко М. Е., Кожевников Ю. П. Отражение современной растительности поверхностными спорово-пыльцевыми спектрами в среднем течении р. Березовки (бассейн р. Колымы) // Бот. журн. Т. 67. № 7. С. 1100—1111.

Гитерман Р. Е. История растительности Северо-Востока СССР в плиоцене и плейстоцене. М., 1985. 91 с.

Гитерман Р. Е., Голубева Л. В., Заклинская Е. Д., Коренева Е. В., Матвеева О. В., Скиба Л. А. Основные этапы развития растительности северной Азии в антропогене. М., 1968. 270 с.

Гричук М. П. Палеоботанические основания для выделения беличанского стратиграфического горизонта в континентальных районах Северо-Востока // Палинологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1978. С. 117—122.

Гричук М. П. Древнейшее материковое оледенение в Европе: его признаки и стратиграфическое положение // Вопросы палеогеографии плейстоцена ледниковых и перигляциальных областей. М., 1981. С. 7—39.

Гричук М. П. Реконструкция скалярных климатических показателей по флористическим материалам и оценка ее точности // Методы реконструкции палеоклиматов. М., 1985. С. 20—28.

Гросвальд М. Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М., 1983. 216 с.

Давидович Т. Д. Современные спорово-пыльцевые спектры восточного и южного побережья Чукотского полуострова // Палинологические исследования на Северо-Востоке СССР. Владивосток, 1978. С. 74—80.

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 158 с.

Елина Г. А., Юрковская Т. К. Методические и теоретические проблемы картографирования растительности голоцена в крупном масштабе // Четвертичный период... VII Всесоюз. совещ. Тез. докл. Таллинн, 1990. Т. 1. С. 196—197.

Иванов К. Е., Клейменова Г. И. Сравнение палинологического и радиоуглеродного методов при изучении стратиграфии торфяной залежи // Проблемы современной палинологии. Новосибирск, 1984. С. 65—67.

Исаева Л. Л., Кинд Н. В., Лаухин С. А. и др. Стратиграфическая схема четвертичных отложений Средней Сибири // Четвертичное оледенение Средней Сибири. М., 1986. С. 4—17.

Исаченков В. А. Плейстоценовые оледенения и проблема формирования приледниковых водоемов северо-запада Русской равнины // История озер СССР в позднем кайнозое. Ч. 1. Иркутск, 1979. С. 31—33.

История больших озер центральной Субарктики / Отв. ред. Г. И. Галазий, Ю. П. Пармузин. Новосибирск, 1981. 137 с.

Кабайлене М. В. Особенности формирования спорово-пыльцевых спектров в малых и больших водоемах // История озер СССР в позднем кайнозое. Ч. 1. Иркутск, 1979. С. 56—57.

Каревская И. А. Характеристика современных спорово-пыльцевых спектров отложений различного генезиса в низовьях рек Кухтуй, Урак и Охота // Палинологические исследования на Северо-Востоке СССР. Владивосток, 1978. С. 87—89.

Квавадзе Э. В. Анализ рецентных спорово-пыльцевых спектров аллювиальных отложений и почв колхидской низменности (Западная Грузия) // Сообщ. АН ГССР. 1979. Т. 93. № 2. С. 481—484.

Климанов В. А. Реконструкция палеотемператур и палеоосадков на основе спорово-пыльцевых данных // Методы реконструкции палеоклиматов. М., 1985. С. 38—48.

Климанов В. А., Либерман А. А., Муратова М. В. Восстановление палеоклиматических условий плейстоцена и голоцена по данным палинологического анализа с применением математических методов // Новейшая тектоника, новейшие отложения и человек. М., 1980. № 7. С. 178—182.

Климанов В. А., Никольская М. В. Анализ субрецентных спорово-пыльцевых спектров и некоторые климатические показатели голоцена севера Сибири // Палеогеографический анализ и стратиграфия антропогена Дальнего Востока. Владивосток, 1983. С. 27—49.

Кожевников Ю. П. Род *Dryas* L. и его история. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1984. № 3305-84. Ч. 1. 242 с.; № 4596-84. Ч. 2. 215 с.; 1985. № 4118-85. Ч. 3. 231 с.

Кожевников Ю. П. Геосистемные аспекты растительного покрова Чукотки. Владивосток, 1989. 306 с.

Кожевников Ю. П. Палеогеография рода *Dryas* L. // Четвертичный период... VII Всесоюз. совещ. Тез. докл. Таллинн, 1990. Т. 2. С. 75—76.

Кожевников Ю. П. Геосистемы северных районов. Деп. в ВИНИТИ РАН. М., 1993. № 1248-В93. Ч. 1. 199 с.

Кожевников Ю. П. О связи современной растительности и поверхностных спорово-пыльцевых спектров на Чукотке (бассейн р. Чантальвеергын) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 5. С. 73—85.

Кожевников Ю. П., Арсланов Х. А., Боч М. С., Сулержицкий Л. Д., Украинцева В. В. Об информативности палеоботанических материалов с Восточного Таймыра // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 40—52.

Колпаков В. В. Ледниковый и перигляциальный рельеф Верхоянской ледниковой области и новые радиоуглеродные датировки // Региональная геоморфология районов нового освоения. М., 1979. С. 83—98.

Кривоногов С. К. Семенная флора из отложений второй надпойменной террасы Иртыша на участке Большеречье—Тобольск // Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1982. № 521. С. 88—95.

Куприянова Л. А. Исследование пыльцы и спор с поверхности почвы из высокоширотных районов Арктики // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 3. С. 258—269.

Лебедева Р. М. К истории ландшафтов Кольского полуострова в голоцене // Природа и хозяйство Севера. Мурманск, 1983. № 11. С. 8—11.

Лийвранд Э. Д. Методические проблемы палиностратиграфии плейстоцена. Таллинн, 1990. 174 с.

Ложкин А. В., Прохорова Т. П. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры бассейна реки Большая Куропаточья (Колымская низменность) // Палинологические методы в палеогеографии и стратиграфии. Магадан, 1982. С. 65—71.

Малясова Е. С. Формирование спорово-пыльцевых спектров в современных осадках // Основные проблемы палеогеографии позднего кайнозоя Арктики. Л., 1983. С. 143—155.

Михальцова З. А., Криволуцкий Д. А. Реликт раннего голоцена в микрофауне почв // Природа. 1981. № 10. С. 108—109.

Муратова М. В. История развития растительности и климата юго-восточной Чукотки в неоген—плейстоцене. М., 1973. 135 с.

Нейштадт М. И., Тюлина Л. Н. К истории четвертичной и послечетвертичной флоры района р. Майн, притока Анадыря // Тр. Арктического ин-та. 1936. Вып. 40. С. 78—93.

Никифорова Л. Д. Субрецентные спорово-пыльцевые спектры средней тайги северо-востока европейской части СССР // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 12. С. 2032—2042.

Новейшие отложения и палеогеография плейстоцена Чукотки. М., 1980. 295 с.

Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. Атлас-монография / Под ред. И. Н. Герасимов, А. А. Величко. М., 1982. 156 с.

Постоленко Г. А., Джобадзе Т. Ф. Террасовые ряды в речных долинах Верхнеколымского нагорья // Геоморфология. 1982. № 3. С. 58—64.

Путоранская озерная провинция / Отв. ред. Ю. П. Пармузин, Л. Н. Тюлина. Новосибирск, 1975. 199 с.

Рудой А. Н. О генезисе и возрасте ленточных отложений долины Большого Улагана (Горный Алтай) // Вопр. географии Сибири. Томск, 1980. № 13. С. 88—91.

Савина Л. Н., Буренина Т. А. Сохранность пыльцы лиственницы в лесных почвах

и отражение состава лиственничных лесов Монголии в рецентных спектрах // Палеоботанические исследования в лесах Северной Азии. Новосибирск, 1981. С. 62—83.

Савина Л. Н., Коротков И. А., Огородников А. В. Тенденции развития лесной растительности Монгольской Народной Республики (по данным спорово-пыльцевого анализа лесных почв) // Там же. 1981. С. 83—158.

Сапоева А. С. О сохранности пыльцы и спор в криолитогенных четвертичных отложениях Центральной Якутии // Палинологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1978. С. 24—32.

Сафарова С. А. Изменения ареалов основных типов растительности на территории Средней и Южной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене и их учет в межрегиональных корреляциях // Тр. Западно-Сибирского н.-иссл. геолого-разведочного нефтяного ин-та. 1983. № 179. С. 101—104.

Сахарова Е. И., Устюгова Р. И., Бурьянова О. П. Следы сартанского оледенения в бассейнах нижнего течения рек Курейки и Северной // Оледенения и палеоклиматы Сибири в плейстоцене. Новосибирск, 1983. С. 45—54.

Семериков Л. Ф., Глотов Н. В. Оценка изоляций в популяциях скального дуба (*Quercus petraea* Liebl.) // Генетика. 1971. Т. 7. № 2. С. 24—38.

Серебряная Т. А. История озер и болот юга Среднерусской возвышенности в голоцене // История озер СССР в позднем кайнозое. Ч. 1. Иркутск, 1979. С. 53—56.

Сулержицкий Л. Д., Рябинин А. Л., Зайчук Г. И., Виноградова С. Н. Радиоуглеродные даты лаборатории Геологического института АН СССР // Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода. 1986. № 55. С. 145—153.

Сурова Т. Г. Субрецентные спорово-пыльцевые спектры зон малого и большого снегонакопления на Полярном Урале // Матер. гляциологических исследований. М., 1982. № 45. С. 130—136.

Тер-Григорян Е. В. Состав пыльцы и спор в современных осадках на севере Чукотского полуострова // Палинологические исследования на Северо-Востоке СССР. Владивосток, 1978. С. 67—73.

Томирдиаро С. В. Арктическая лёссово-ледовая равнина как американо-азиатский мост и ее термокарстовое разрушение в голоцене // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 112—114.

Томирдиаро С. В. Лёссово-ледовая формация Восточной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1980. 184 с.

Филина Н. И. Значение палиноморфологических исследований берез для спорово-пыльцевого анализа // Палинологические и палеогеографические матер. 4 Всесоюз. палинол. конф. (Тюмень, 1981). Свердловск, 1983. С. 116—119.

Хомутова В. И. Спорово-пыльцевые спектры донных отложений озер северо-запада Русской равнины и их значение для палеолимнологии // Позднекайнозойская история озер в СССР. Новосибирск, 1982. С. 128—132.

Хотинский Н. А. Голоцен северной Евразии. М., 1977. 198 с.

Хотинский Н. А. Дискуссионные вопросы стратиграфического расчленения и корреляции голоценовых отложений // Палинологические методы в палеогеографии и стратиграфии. Магадан, 1982. С. 72—77.

Чеботарева Н. С., Фаустова М. А. Реконструкция ледникового покрова Европы в позднем плейстоцене // Краевые образования материковых оледенений. Киев, 1978. С. 267—273.

Шешина О. Н. О степени сходства палино- и фитоценозов и реставрации палеофитоценозов // Вестн. МГУ. Сер. геол. 1980. № 4. С. 85—89.

Шешина О. Н. О формировании озерных палиноценозов // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1981. Т. 56. Вып. 4. С. 112.

Шило Н. А., Ложкин А. В., Шумилов Ю. В. Киргиляхский мамонт. М., 1983. 214 с.

Шлюков А. И., Восковская Л. Т., Лященко М. Г. и др. Прогресс новой ТЛ технологии на Русской равнине // Четвертичный период... VII Всесоюз. совещ. Тез. докл. Таллинн, 1990. Т. 3. С. 185—186.

Шофман И. Л. Геохронология и палеогеография позднего антропогена в неледниковой области северо-востока Сибирской платформы // Геохронология четвертичного периода. М., 1980. С. 223—230.

Ahlbrandt T. S., Swinehart J. B., Maroney D. G. The dynamics of Holocene dune fields of the Great Plains and Rocky Mountain basins, U. S. A. // Eolian Sediments and Processes. Amsterdam etc., 1983. P. 379—406.

Andersen S. Th. Early and late Weichselian chronology and birch assemblages in Denmark // Boreas. 1980. Vol. 9. N 1. P. 55—69.

Barry R. G., Courtin G. M., Labine C. Tundra climates // Tundra ecosystems... Cambridge, 1981. P. 88—102.

Birks H. J. B. Long-distance pollen in Late Wisconsin sediments of Minnesota, U. S. A.: a quantitative analysis // New Phytol. 1981. Vol. 87. N 3. P. 630—661.

Blakharchuk T. A. Conjugated sporo-pollen and botanical analyses of peat in the studies of forest-boggy landscapes // Int. Conf. problems Holocene. (Abstr.). Tbilisi, 1988. P. 15—16.

Bourgeois J. C., Geurts M.-A. Palynologie et morphogenèse récente dans la bassin du Grizzly Creek (Territoire du Yukon) // Can. J. Ear. Sci. 1983. Vol. 20. N 10. P. 1543—1553.

Chambers F. M., Dresser P. Q., Smith A. G. Radiocarbon dating evidence on the impact of atmospheric pollution on upland peats // Nature. 1979. Vol. 282. N 5741. P. 829—831.

Chotinski N. A. Palaeogeographical principles of the definition and subdivision of the Holocene of the USSR // Striae. 1982. Vol. 16. P. 95—98.

Crowder A., Starling R. N. Contemporary pollen in the Salmon River basin, Ontario // Rev. Palaeobot. Palynol. 1980. Vol. 30. N 1-2. P. 11—26.

Cwynar L. C. A late-quarternary vegetation history from Hanging Lake, northern Yukon // Ecol. Monogr. 1982. Vol. 52. N 1. P. 1—24.

Cwynar L. C., Ritchie J. C. Arctic steppe-tundra: a Yukon perspective // Amer. Ass. Adv. Sci. 1980. Vol. 208. P. 1375—1377.

Davis M. B. Quarternary history and the stability of forest communities // Forest succession. Concepts ans appl. N. Y. etc., 1981. P. 24—48.

Edwards K. J., Thompson R. Magnetic, palynological and radiocarbon correlation and dating comparisons in long cores from a northern Irish lake // Catena. 1984. Vol. 11. N 1. P. 83—89.

Eronen M. The retreat of pine forest in Finnish Lapland since the Holocene climatic optimum: a general descussion with radiocarbon evidence from subfossil pines // Fennia. 1979. Vol. 157. N 2. P. 93—114.

Giterman R. E., Golubeva L. V. Vegetation of eastern Siberia during the antropogene period // Bering. Land Bridge. Stanford, 1967. P. 68—76.

Godwin H. The history of the British flora. Cambridge, 1956. 486 p.

Farley-Gill L. D. Contemporary pollen spectra in the James Bay Lowland, Canada, and comparison with other forest-tundra assemblages // Geogr. Phys. Quart. 1980. Vol. 34. N 3. P. 24—37.

Hall S. A. Deteriorated pollen grains and the interpretation of quaternary pollen diagrams // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 32. N 2-3. P. 193—206.

Huttunen P. Early land use, especially the alashand — burn cultivation in the commune Lammi, southern Finland, interpreted mainly using pollen and charcoal analyses // Acta Bot. Fenn. 1980. Vol. 113. P. 112—124.

Iversen J. The development of Denmark's nature since the last glacial. København, 1973. 72 p.

Kelly P. M., Nichols H. Holocene palaeo-wind evidence from palynology in Baffin Island // Nature. 1978. Vol. 273. N 5658. P. 140—142.

Klimek K. Geomorphological evidence of Holocene climatic changes in Northern Mongolia // Geogr. Pol. 1980. N 43. P. 101—110.

Klimanov V. A. Chronology of climatic changes in the Holocene in the territory of the USSR // Int. Conf. problems Holocene. (Abstr.). Tbilisi, 1988. P. 55—56.

Kolstrup E. Late-Glacial pollen diagrams from Hjelm and Draved Mose (Denmark) with a suggestion of the possibility of drought during the Earlier Dryas // Rev. Palaeobot. Palynol. 1982. Vol. 36. N 1-2. P. 35—63.

Kozhevnikov Yu. P. Polar timberline in Eurasia // XV Int. Bot. Congr. (Abstr.). Iokohama, 1993. P. 256.

Lamb H. F. Late Quaternary vegetational history of southeastern Labrador // Arct. Alp. Res. 1980. Vol. 12. N 2. P. 117—135.

Matthews J. A. Palaeoecology of John Klondike bog, Fisherman Lake region, southwest district of Mackenzie // Pap. Geol. Surv. Can. 1980. N 80-82. P. 1—12.

Mattewes J. A. Natural ^{14}C age/depth gradient in a buried soil // Naturwiss. 1981. Bd 68. H. 9. S. 472—474.

Moore P. D. The reconstruction of the lateglacial environment: some problems associated with the interpretation of pollen data // Stud. Lateglac. North-West Eur. Ind. Pap. Present. Symp. Quatern. Res. Ass. London—Oxford etc., 1980. P. 151—155.

Nambudiri E. M. V., Teller J. T., Last W. M. Pre-Quaternary microfossils — a guide to errors in radiocarbon dating // Geology. 1980. Vol. 8. N 3. P. 123—126.

Nielsen E., McKillop W. B., McCoy J. P. The age of the Hartman moraine and the Campbell beach of Lake Agassiz in northwestern Ontario // Can. J. Earth. Sci. 1982. Vol. 19. N 10. P. 1933—1937.

Parsons R. W., Prentice I. C. Statistical approaches to *R*-values and the pollen vegetation relationship // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 32. N 2-3. P. 127—152.

Pennington W. Modern pollen samples from West Greenland and the interpretation of pollen data from the British late glacial (late Devensian) // New Phytol. 1980. Vol. 84. N 1. P. 124—142.

Prentice H. C. Late Weichselian and early Flandrian vegetational history of Varanger peninsula, northeast Norway // Boreas. 1982. Vol. 11. N 3. P. 187—208.

Ritchie J. C. The modern and late-quaternary vegetation of the Doll Creek area, north Yukon, Canada // New Phytol. 1982. N 90. P. 563—603.

Ritchie J. C. Late-quaternary climatic and vegetational changes in the lower Mackenzie basin, northwest Canada // Ecology. 1985. Vol. 66. N 2. P. 612—621.

Ritchie J. C., Cwynar L. C. The late-quaternary vegetation of the north Yukon // Palaeoecol. Beringia, Stanford, 1982. P. 113—126.

Ritchie J. C., Cwynar L. C., Spear R. W. Evidence from north-west Canada for an early Holocene Milankovitch thermal maximum // Nature. 1983. Vol. 305. N 5930. P. 126—128.

Romauch E. Die Pollensedimentation im Raume Klagenfurt-Gallizien, Kärnten // Carinthia II. 1981. Vol. 91. P. 145—167.

Schove D. J. Tree-ring and valve scales combined, c. 13 500 B. C. to A. D. 1977 // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeöcol. 1978. Vol. 25. N 3. P. 209—233.

Schreiner B. Lake Agassiz in Saskatchewan // Geol. Ass. Can. Spec. Pap. 1983. N 26. P. 75—96.

Seppälä M. Deglaciation and glacial lake development in the Kaamasjoki River basin, Finnish Lapland // Boreas. 1980. Vol. 9. N 4. P. 311—319.

Sohma K. The genus *Chosenia* Nakai (*Salicaceae*): a pollen morphological enigma // XV Int. Bot. Congr. (Abstr.). Iokohama, 1993. P. 28.

Suess H. E. Natural radiocarbon, solar activity, and climate // Geol. Surv. Open-File Rept. 1978. N 701. P. 416.

Terasmae J. Radiocarbon dating and palynology of glacial Lake Nipissing deposits at Wasaga Beach, Ontario // J. Great Lakes Res. 1979. Vol. 5. N 3-4. P. 292—300.

Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography // Acta Phytogeogr. Suec. 1980. N 67. P. 1—110.

Ukraintseva V. V. Vegetation cover and environment of the «mammoth epoch» in Siberia. USA, Rapid City, 1993. 309 p.

Vogel J. C. ^{14}C variations during the Upper Pleistocene // Radiocarbon. 1983. Vol. 25. N 2. P. 213—218.

Walker D. A., Short S. K., Andrews J. T., Webber P. J. Late Holocene pollen and present-day vegetation, Prudhoe Bay and Atigun River, Alaskan North slope // Arct. Alp. Res. 1981. Vol. 13. N 2. P. 153—172.

Webb I., Lasecki R. A., Bernabo J. C. Sensing vegetation patterns with pollen gata: choosing the data // Ecology. 1979. Vol. 59. N 6. P. 74—82.

Webb T., Howe S. E., Bradshaw R. H. W., Heide K. M. Estimating plant abundances from pollen percentages: the use of regression analysis // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 34. N 3-4. P. 269—300.

West R. G. Pollen zones in the pleistocene of great Britain and their correlation // Phytology. 1970. Vol. 69. N 4. P. 14—19.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 XI 1994

SUMMARY

Spore-pollen spectra interpretation are based on the actualism principle. Reality of the principle is connected with the ideas on modern formation of spore-pollen spectra in different landscapes and its vegetation reflection. Many authors are convinced of good correspondence of spectra and vegetation but this is in contradiction with conclusions of other authors. There many factors affecting the formation of spore-pollen spectra such as wind and water replacements, the degree of conservation of spore and pollen, the conditions of pollen burial, etc.

Many ways and methods are proposed for correction the palynologic and phytogeographic gata. Special importance of geological and geomorphological analyses is established as well as dating of strata. As a whole the palynological analysis has restricted importance being an additional method to the complex of data of other of historical sciences. In this context the great meaning has the correspondence of palynologic and phytohistorical data.

УДК 582.26:582. 271:578.083

К. М. Хайлов, А. В. Празукин, Д. М. Смолев

ФОРМИРОВАНИЕ И РОСТ ПОСЕЛЕНИЙ ВОДОРОСЛЕЙ НА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ОБЪЕКТАХ

K. M. KHAILOV, A. V. PRAZUKIN, D. M. SMOLEV. THE DEVELOPMENT AND GROWTH OF ALGAL SETTLEMENTS OF THE SURFACE OF EXPERIMENTAL BODIES

Изучены формирование и рост поселений морских одноклеточных и многоклеточных водорослей на экспериментальных пластмассовых моделях разных размеров и форм, размещенных в морской прибрежной акватории в удалении друг от друга и группами разной плотности. Выявлена и количественно описана связь плотности поселений водорослей, а в поселениях макрофитов — также и соотношения видов с величиной удельной поверхности и другими морфометрическими параметрами обрастающих объектов. Проведено количественное сравнение экспериментальных фитообрастаний и природных поселений водорослей в водоемах.

Изучение структуры, формирования и функционирования донных фитоценозов продвигается медленно из-за целого ряда общих и специфических для водоемов трудностей, таких как большая разнородность донных субстратов по физическим и химических свойствам, их мозаичность. Все они ведут к большой вариабельности биологических данных. В связи с этим полезным может оказаться экспериментальный подход к проблеме формирования и функционирования поселений водорослей. Он особенно уместен при оценке экологического качества обрастающих водорослями подводных инженерных конструкций. Этот вопрос в последние годы стал актуальным в связи с разработкой для водоемов различных «экологически позитивных» сооружений, в том числе «искусственных рифов».

Биологические наблюдения на полномасштабных искусственных сооружениях (молах, дамбах и т. п.) очень трудоемки, требуют значительной затраты времени и им сопутствует очень большая вариабельность получаемых данных. Между тем поселения одноклеточных и многоклеточных водорослей могут быть относительно быстро, без большой затраты средств и при гораздо меньшей вариабельности данных созданы на небольших экспериментальных объектах, размеры, форма и фактура поверхностей которых специально задаются в соответствии с целями исследования. Подчеркнем, что анализ фитообрастаний важно проводить не только на единичных объектах, но также и на *группах* объектов, поскольку для гидротехнических сооружений характерны разные группировки и конфигурации структурных элементов — формованных бетонных конструкций, стропил, тросов, канатов и т. п., размещаемых в воде под разными углами к свету и с разной плотностью.

Как построить экспериментальный подход к анализу фитообрастания, чтобы отразить разнообразие пространственных конфигураций и ориентации разнородных подводных объектов, а также соотнести их физические и морфометрические параметры с биологическими параметрами фитообрастания?

На протяжении нескольких лет мы исследовали формирование поселений одноклеточных и многоклеточных водорослей на телах и группах тел разных размеров и форм, т. е. на моделях, экспонируемых в мелководной черноморской

акватории. Результаты были использованы (Хайлов и др., 1992) для причинно-следственной интерпретации поселений водорослей как на природных донных субстратах, так и на искусственных сооружениях типа плантаций водорослей или искусственных рифов. Полученные теперь новые данные позволяют сравнить фитообрастания на многочисленных экспериментальных объектах разнообразных пространственных конфигураций, обратив особое внимание на оценку поселений водорослей, близкую к понятию «урожай».

Обрастающие объекты, их физико-биологические параметры и условия проведения экспериментов

Формы природных подводных тел, их размеры и положение на дне столь разнообразны и причудливы, что описать их с помощью общих морфометрических параметров и затем соотнести с параметрами фитообрастания практически невозможно. В эксперименте это разнообразие можно свести к небольшому числу правильных геометрических фигур и однородных групповых сочетаний; результаты их морфометрии можно затем сравнить с данными по их обрастанию в море.

Подводные камни и валуны можно в первом приближении имитировать пластмассовыми шарами разных диаметров, с гладкими поверхностями. Характерные для гидротехнических сооружений свайные опоры, оснастка подводных плантаций водорослей в эксперименте могут имитироваться пластмассовыми стержнями разных диаметров, расположенными единично или группами разной плотности. Плоские подводные поверхности могут имитироваться пластмассовыми пластинами, соединенными, например, в призмы разных размеров и форм; эти призмы можно располагать в акватории поодиночке или группами. Геометрической формой, в которой сочетаются некоторые морфометрические особенности сферических и стержневых фигур, является конус. Пластмассовые конусы разных размеров позволяют имитировать целый ряд вариантов субстрата, встречающихся в природных водоемах.

Перечисленные выше объекты имеют выпуклые обрастающие поверхности. С точки зрения обрастания водорослями интересны и вогнутые поверхности — углубления дна. Их также можно имитировать моделями геометрически правильных форм и разных размеров, удобными для причинно-следственного анализа.

С учетом вышесказанного в работе использовались следующие типы экспериментальных моделей.

а) Изготовленные из нетоксичной пластмассы стержни разных диаметров, имеющие круглое сечение, закрепленные вертикально на горизонтальной плоскости и расположенные в удалении друг от друга во избежание взаимного затенения поселяющихся водорослей и гидродинамического взаимовлияния. Для краткости изложения эти модели будем далее называть единичными.

б) Групповые (популятивные) модели из вертикально закрепленных на плоской основе («дне») пластмассовых стержней (табл. I, *А*, *Д*). Такие модели для краткости назовем «щетками». Плотность размещения стержней в щетках варьировала в широком диапазоне. Основной изучаемой переменной в таких моделях является плотность упаковки их структурных элементов (назовем ее *групповой плотностью* модуля в отличие от физической плотности как удельного веса вещества). При увеличении групповой плотности щеток проявляется взаимное затенение поселяющихся на них растений. Обтекание водой растений в щетках и приток питательных веществ также могут быть затруднены по сравнению с таковыми в случае единичных стержней.

По стержневым групповым моделям в данной работе рассмотрено фитообрастание только на стержнях; обрастание дна между стержнями таких моделей не

учитывалось (хотя в других случаях это может быть целесообразным). Общая площадь дна популятивных моделей в расчетах должна учитываться (см. далее).

в) Конусообразные модели («конусы», табл. I, *В*) из пластмассовой пленки (около 0.6 мм толщ.), гладкие, а также с ребристыми поверхностями. Те и другие могут иметь либо одинаковое соотношение высоты и диаметра основания, но разный объем, либо разное соотношение высоты и диаметра основания, но одинаковый (в пределах серии) объем.

г) Групповые модели, структурными элементами которых являются вертикально стоящие симметричные призмы, расположенные рядами вплотную друг к другу (табл. I, *Б*). Модели изготовлены из той же, что и в предыдущем случае, пластмассовой пленки, сложенной в форме гармошки с разным шагом. Условное название модели — «гармошка». Основной переменной гармошек, как и щеток, является их групповая плотность. Фитообрастание формируется и учитывается лишь на верхней, обращенной к свету поверхности гармошки.

д) Сферические модели — шары разных (0.6—5 см) диаметров, из нетоксичной пластмассы — изучались только в изолированном расположении.

е) Вогнутые модели представляли собой призмы с четырехугольными основаниями, составленные из 4 треугольных пластмассовых пластин, скрепленных вместе. В воде призмы размещались верхушками вниз (см. далее), так что водоросли селились в полостях моделей, на внутренней поверхности стенок. В серии таких моделей верхние контуры стенок имели одинаковые периметры; разной была их глубина, определяемая высотой треугольных стенок. Нетрудно заметить, что серия таких моделей зеркально противоположна серии описанных выше конусов, у которых обрастали внешние выпуклые поверхности. Очевидное различие между сериями моделей с выпуклыми и вогнутыми поверхностями состояло в разном освещении их обрастающих частей и в разном водообмене в их обитаемом пространстве (в призмах с обрастающими внутренними поверхностями и освещенность, и водообмен вблизи растений меньше и зависят от морфометрии модели).

Вышеописанные модели на протяжении 4 сеансов (1991—1993 гг.) размещали в сильно евтрофируемой акватории Черного моря на плотиках, установленных на глубине 50—70 см от поверхности воды. В марте—апреле формировалось сообщество, состоящее в основном из диатомовых водорослей (в разные годы преобладали разные виды родов *Licmophora*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Melosira*, *Synedra*) с бо́льшим или меньшим количеством нитчатых макрофитов (в разные годы преобладали представители родов *Ulotrix*, *Urospora*, *Punctaria*, *Ectocarpus*). Ранее (Хайлов и др., 1992) было показано, что максимальное количество фитомассы диатомовых достигается за 25—30 сут (в зависимости от видового состава). В марте 1993 г. после 15—20 сут начиналось разрушение диатомового покрова, вследствие чего экспозиция большей части моделей с таким обрастанием заканчивалась на 11—15-сут. Экспозиция моделей с обрастанием макрофитами составляла 20—66 сут. Внешний вид некоторых обросших водорослями моделей показан на табл. I, *Г—Е* (с диатомовыми) и на табл. II (с макрофитами).

Поселения макрофитов приходили на смену поселениям одноклеточных, когда последние начинали разрушаться. В наших условиях в апреле на поверхности моделей появились проростки вида *Ceramium diaphanum* (Lightf.) Roth, следом за ним — *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link и некоторых других (*Callithamnion corymbosum* (J. E. Smith) Lyngb., *Gratelopia dichotoma* J. Ag. f. *echinocephala* (Sperk) Woronich., *Bryopis plumosa* (Huds.) Ag.).

По окончании экспозиции модели высушивали на воздухе, взвешивали с точностью до 0.001 г. Диатомовое обрастание смывали и модели снова взвешивали; по разности рассчитывали общее количество фитомассы и плотность обрастания на единицу поверхности. Макрофиты в свежем состоянии разделяли на виды (обычно 2, реже — 3—4) и массу каждого взвешивали в воздушно-сухом состоянии. Как и для одноклеточных, рассчитывали плотность обрастания.

Количественно сравнивать плотность обрастания на структурах столь разного типа можно лишь при условии, что их морфометрические параметры аналогичны. У перечисленных выше моделей это объем отдельного конуса (выпуклого или вогнутого), стержня, призмы или шара — V; площадь поверхности (боковая поверхность тех же структур) — S (для щеток S — сумма боковых поверхностей всех стержней); удельная поверхность — S/V; площадь геометрической проекции модели на горизонтальную поверхность у вогнутого конуса, площадь дна под выпуклым конусом, под призмой, шаром или под группой стержней — S_0 («световое окно»); безразмерный коэффициент S/S_0 для конуса, призмы, шара или стержневой конструкции, отражающий концентрацию обрастающей поверхности «дна» или (у вогнутых конусов) под единицей поверхности светового окна.

Для сравнения фитообрастания на разных моделях его параметры также должны быть одинаковыми: количество воздушно-сухой фитомассы на единицу обрастающей поверхности — W/S для каждой единичной или популятивной модели, а также на единицу поверхности дна — W/S_0. Последняя единица может служить условной (по многим причинам) оценкой урожая на той или иной модели.

Сравнение фитообрастаний на конструкциях разного типа, а также на природном дне в зарослях макрофитов особенно интересно провести именно по величине условного урожая W/S_0. Интересны и другие сравнения. В серии изоморфных конусов, единичных стержней и шаров плотность обрастания их собственных поверхностей W/S можно соотносить с изменяющимся параметром S/V. В серии конусов с разной геометрией W/S можно соотносить с изменяющимся коэффициентом S/S_0. С величинами S/S_0 можно сравнивать обрастание единичных конусообразных, сферических структур, призм с выпуклыми и вогнутыми обрастающими поверхностями, щеток.

Понятно, что, кроме размеров и форм обрастающих тел, плотность и видовой состав поселений водорослей зависят от внешних факторов, в особенности от подводной освещенности и от движения воды, приносящей питательные вещества и вымывающей автотоксичные метаболиты. На отдельных сериях конусообразных и цилиндрических моделей разных размеров (не обросших водорослями) методом гипсового слоя была определена интенсивность физико-химического взаимодействия моделей с движущейся водой. Суть метода, подробно описанного ранее (Хайлов и др., 1988), состоит в том, что на поверхность модели наносят слой сметанообразной смеси гипса, поливинилацетата и воды в соотношении 3 : 5 : 7. После высушивания до постоянного веса с точностью до 0.0001 г модели экспонируют в течение 0.5—1.5 ч в море при естественном движении воды или в гидродинамической трубе. По окончании экспозиции высушенные модели вновь взвешивают, по разности масс рассчитывают потерю гипса и интенсивность его растворения с единицы поверхности модели.

Зависимость плотности поселения водорослей от удельной поверхности обрастающих тел

Понятно, что помимо физических параметров самих моделей плотность поселения на них водорослей зависит от внешних условий, различающихся в разные годы и сезоны. Поскольку эксперименты проводились на протяжении 4 лет, весь диапазон варьирования величины W/S весьма велик: по диатомовым водорослям — 2—30, по макрофитам — 10—200 мг/см^2 (величины 30 и 200 соответствуют типичным для изучавшихся нами сообществ стационарным состояниям; см. далее). Однако на фоне этих различий во всех экспериментах выявляется четкая связь плотности поселения любых водорослей с величиной удельной поверхности (S/V) любых структур с выпуклыми обрастающими по-

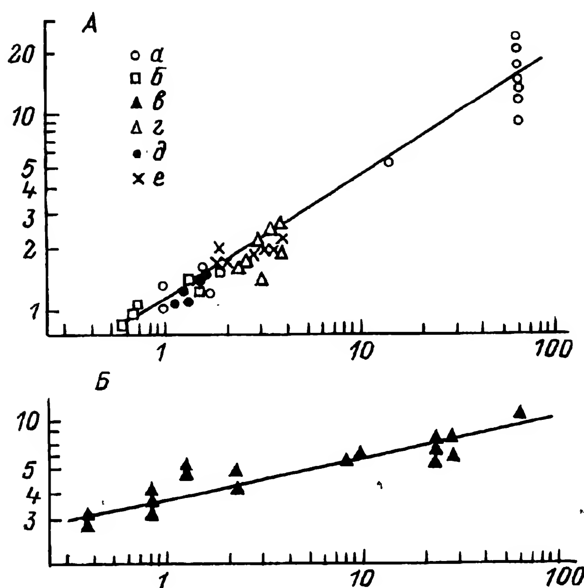


Рис. 1. Связь плотности обрастания (*А*) и интенсивности обтекания водой (*Б*) разных моделей, расположенных отдельно друг от друга, с величиной их удельной поверхности.

Модели: *а* — стержни 0.3—3.5 мм в диам.; *б* — стержни 20—50 мм в диам.; *в* — стержни 0.3—50 мм в диам.; *г* — конусы гладкие, объем 5 мл; *д* — конусы гладкие, объем 50 мл; *е* — конусы ребристые, объем 50 мл. По осям абсцисс — удельная поверхность *S/V*, $см^{-2}$; по осям ординат: *А* — плотность обрастания *W/S*, $мг/см^2$; *Б* — интенсивность обтекания водой (μ_S, мг $CaSO_4/см^2 \cdot ч$), выражена количеством гипса ($CaSO_4$), растворяющегося с 1 $см^2$ поверхности стержня в 1 ч.

верхностями, будь то стержни, конусы или шары (рис. 1, *А*). Примечательно, что аналогично с величиной *S/V* связана интенсивность обтекания водой поверхности перечисленных структур (рис. 1, *Б*). Отметим, что хотя на рис. 1, *А*, *Б* регрессии имеют разные углы наклона, их одинаковое направление свидетельствует о том, что более интенсивное обтекание водой тонких стержней может

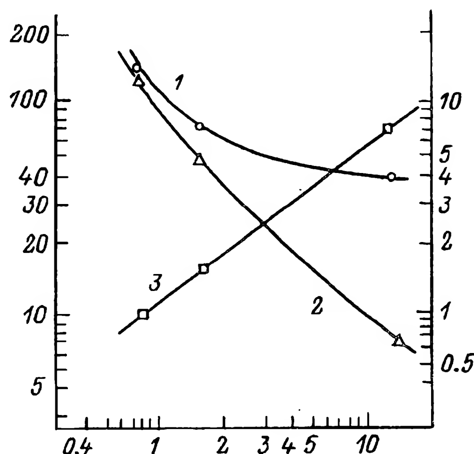


Рис. 2. Связь длины *L* (*1*), индивидуальной массы *W* (*2*) и их соотношения *L/W* (*3*) у энтероморфы, растущей на поверхности стержней разных диаметров и с разной удельной поверхностью (*S/V*).

По оси абсцисс — *S/V*, $см^{-1}$; по осям ординат: слева — *L*, мм; справа — *W*, мг; *L/W*, мм/мг.

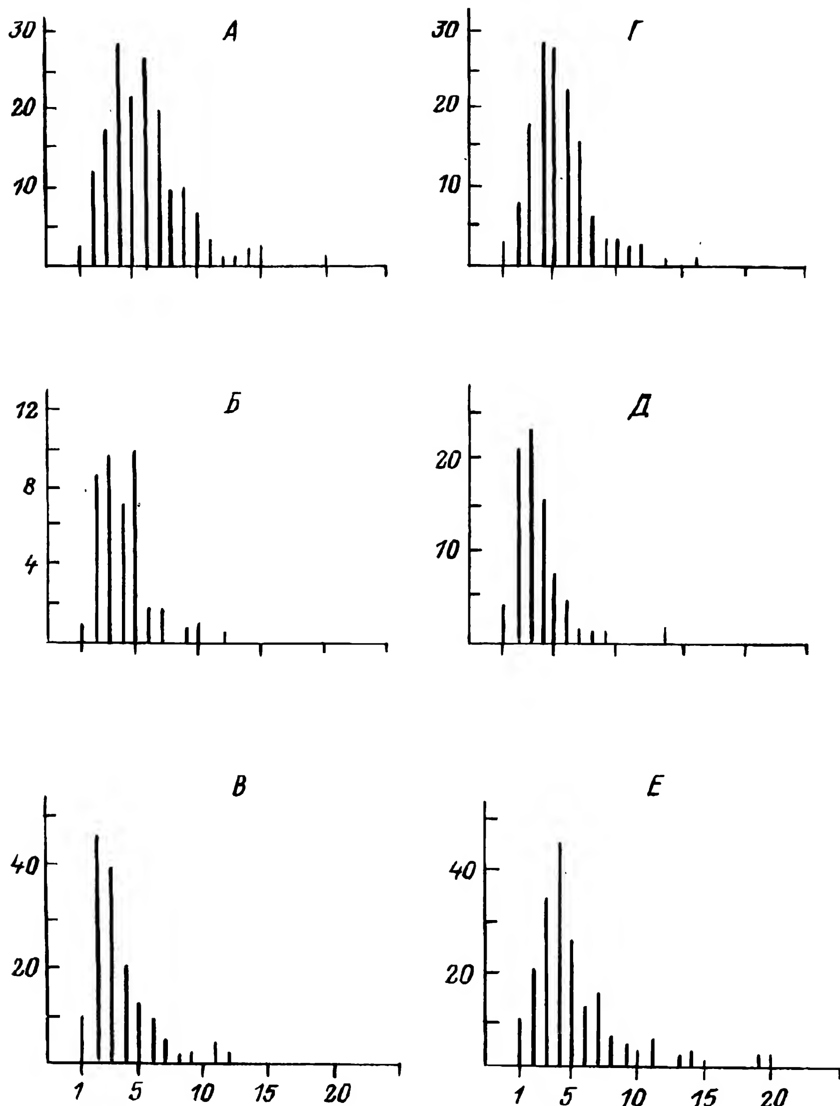


Рис. 3. Частота встречаемости (n) слоевищ энтероморфы разной длины ($L \geqslant 1$ мм), растущей на поверхности стержней разных диаметров при их раздельном (*А*—*В*) и групповом (*Г*—*Е*) расположении в акватории.

Диаметры стержней, см: *А*, *Г* — 0.35—0.37, *Б* — 2.5, *В* — 5.0—5.8, *Д* — 4.8, *Е* — 11. По осям абсцисс — размерные классы по длине слоевищ (с шагом 5 мм); по осям ординат — число растений в размерном классе.

быть одной из причин (или главной причиной) более интенсивного их обрастания водорослями.

С величиной удельной поверхности обрастающего тела связан и средний размер поселяющихся многоклеточных водорослей. На рис. 2 показано, что с увеличением S/V объекта (в данном случае стержней разных диаметров) уменьшаются средняя длина и индивидуальная масса слоевищ энтероморфы. Из графика частотного распределения ее слоевищ по длине (рис. 3) также следует, что чем толще обрастающий стержень, тем больше средняя длина преобладающей группы слоевищ на его поверхности. Этот результат соответствует выводу, сделанному выше по рис. 2.

Характер обрастания макрофитами (в верхней части обрастание состоит преимущественно из энтероморфы, на большей глубине, т. е. во впадине, к ней добавляется грателюпия) стенок призм с вогнутыми обрастающими поверхностями сильно отличается от характера обрастания любых выпуклых структур. С увеличением глубины впадины плотность обрастания ее стенок снижалась, что объяснялось снижением как освещенности, так и водообмена во внутренней полости модели, а соответственно и притока питательных веществ к растениям.

Зависимость плотности поселения макрофитов от плотности размещения обрастающих тел

На рис. 4 показаны результаты учета фитомассы макрофитов на поверхности моделей, экспонированных в море в течение 35 сут. Как и на рис. 1, количество суммарной массы обоих видов W/S и соотношение биомассы энтероморфы и церамиума $W_э/W_ц$ отложены на графике как функция удельной поверхности S/V стержней. Из рис. 4 следует, что с увеличением S/V стержней суммарная плотность обрастания увеличивается, но при групповом их расположении регрессия идет под меньшим углом, чем в серии отдельно расположенных стержней. На стержнях 5—11 см в диам. (S/V = 0.4—0.8 см$^{-1}$) плотность обрастания в группах выше, чем на единичных стержнях. На стержнях 0.36 см в диам. (S/V = 13 см$^{-1}$), наоборот, плотность обрастания выше на единичных стержнях, чем в группах. При S/V = 5 плотность фитомассы на единичных стержнях и в группах одинакова.

Соотношение биомассы разных видов также зависит от S/V стержней и от их взаимного расположения. При любом расположении с увеличением удельной поверхности стержней (с уменьшением их диаметра) доля энтероморфы в сообществе закономерно снижается, а доля церамиума возрастает. Судя по положению на графике обеих регрессий (рис.4), при S/V = 5 оба вида имеют одинаковую биомассу. Однако при раздельном расположении стержней по сравнению с групповым наблюдается преобладание церамиума (все значения $W_э/W_ц$ < 1).

Этот эксперимент показывает, что морфометрические параметры обрастаю-

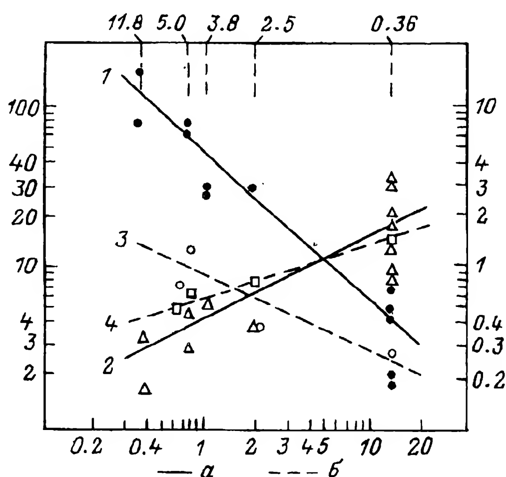


Рис. 4. Связь плотности обрастания стержней макрофитами W/S (2, 4) и соотношения фитомасс энтероморфы и церамиума $W_э/W_ц$ (1, 3) с диаметром D и удельной поверхностью S/V стержней.

Расположение стержней: *а* — раздельное, *б* — групповое. По осям абсцисс: снизу — удельная поверхность S/V, см$^{-1}$; сверху — диаметры стержней D, см; по осям ординат: слева — плотность обрастания W/S, мг/см^2; справа — величина отношения $W_э/W_ц$.

щих тел и их взаимное расположение являются факторами, от которых существенно зависит формирование сообщества макрофитов. Морфометрические параметры моделей и биологические параметры фитообрастания связаны вполне закономерно, что может быть описано соответствующими уравнениями. В условиях наших экспериментов аппроксимирующие уравнения в численной форме имеют вид (1) и (2) для моделей, расположенных отдельно друг от друга, (3) и (4) — при групповом их расположении:

$$\log W/S = 0.622 + 0.526 \log (S/V), \quad (1)$$

$$\log W_{э}/W_{ц} = -0.206 - 0.324 \log (S/V), \quad (2)$$

$$\log W/S = 0.798 + 0.016 \log (S/V), \quad (3)$$

$$\log W_{э}/W_{ц} = -0.059 - 0.033 \log (S/V). \quad (4)$$

Понятно, что при ином сочетании внешних факторов численные значения коэффициентов уравнений будут в той или иной мере другими.

Зависимость плотности поселения водорослей от коэффициента обрастающей поверхности S/S_0

Все типы обрастающих объектов, имеющих собственные поверхности S, занимают на горизонтальной плоскости (условное дно) некоторую поверхность S_0 и характеризуются соответственно величиной S/S_0. Этот безразмерный коэффициент аналогичен применяемому в фитоэкологии «индексу листовой поверхности», выражающему отношение листовой поверхности к горизонтальной поверхности (грунт), на которой эти растения обитают. На экспериментальных моделях всех типов плотность заселения их поверхностей выражается величиной W/S. Однако не меньший интерес представляет величина W/S_0. Применительно к природным поселениям водорослей в англоязычной литературе эту величину называют «standing stock», а в русскоязычной — «запас» или «урожай на корню». В каждом случае необходимо указать время, за которое биомасса образовалась.

На рис. 5 величины W/S и W/S_0 сопоставляются с параметром S/S_0 на трех разных моделях с выпуклыми обрастающими поверхностями — конусах (*А*), гармошках (*Б*), щетках (*В*), призмах с вогнутыми обрастающими поверхностями (*Г*). Для лучшего понимания кривых возле каждого графика на рис. 5, *А—Г* показаны физические различия моделей внутри каждой серии (за счет этих различий изменяется отложенная на осях абсцисс величина S/S_0).

Величина W/S обрастания диатомовыми конусов при увеличении их индекса S/S_0 изменяется мало; при обрастании гармошек она снижается (сказывается плотностное угнетение обоих видов). На щетках (рис. 5, *В*) обрастание диатомовыми после слабого увеличения снижается. Плотность обрастания макрофитами вогнутой поверхности (рис. 5, *Г*) с увеличением S/S_0 снижается еще сильнее из-за взаимного затенения растений в лунках, уменьшения водообмена и ухудшения притока питательных веществ.

Сравнивая изменения W/S_0 на конусах, гармошках и щетках (рис. 5, *А—В*), видим, что с увеличением параметра S/S_0 плотность обрастания увеличивается линейно (*А*), имеет тенденцию к ограничению (*Б*). Вполне естественно, что ограничение роста и выход кривой плотности обрастания на плато (*В*) особенно проявляются на моделях группового типа. Это может быть связано как со взаимным затенением растений, так и с ограничением притока воды в обитаемый объем, а следовательно, и с ухудшением питания водорослей. Уменьшение плотности заселения переходит в явное угнетение растений (световое и гидро-

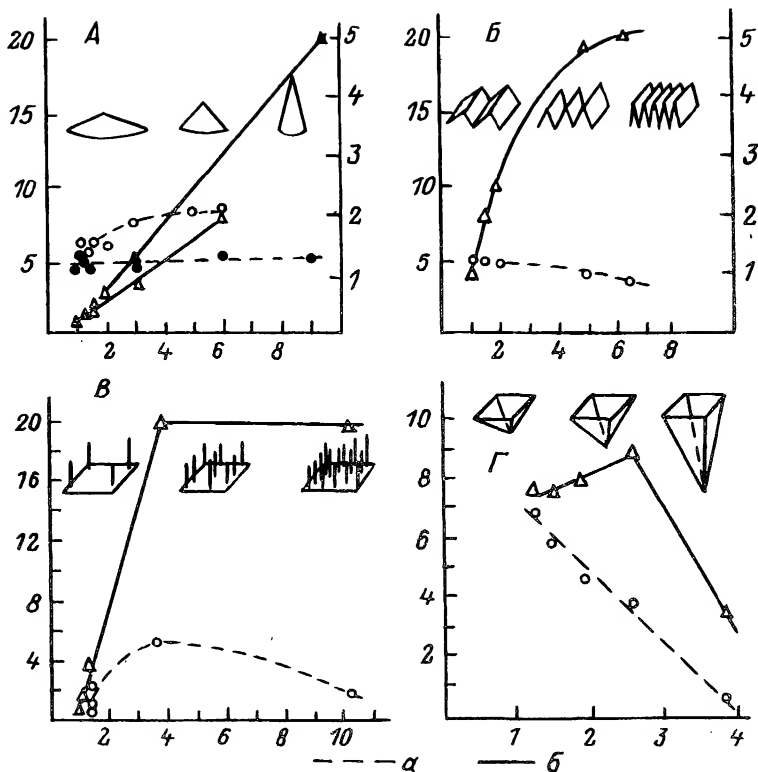


Рис. 5. Связь плотности обрастания поверхности W/S (*а*, кружки) и «урожая» W/S_0 (*б*, треугольники) с индексом обрастающей поверхности (S/S_0).

Модули: *А* — конусы (объем, мл: черные значки — 50, светлые — 5); *Б* — «гармошки»; *В* — «щетки»; *Г* — призмы. Схематически изображены физические различия моделей, ответственные за изменение параметра S/S_0 в соответствующей серии. По осям абсцисс — индекс S/S_0; по осям ординат: *А*, *Б* слева — «урожай», мг/см^2; *А*, *Б* справа — плотность обрастания, мг/см^2; *В*, *Г* — те же параметры на осях ординат слева.

динамическое) в призмах с вогнутыми поверхностями (*Г*), имитирующими углубления дна. Из табл. 1 видно, что в призмах с вогнутыми поверхностями плотность обрастания достигает максимума при глубине выемки 8.3 см; в более глубоких и узких выемках из-за явного недостатка света и водообмена затрудняется рост и снижается фитомасса.

На рис. 5, *А* видно, что конусы меньших объемов (5 мл) обрастают более плотно, чем такие же по форме конусы бóльших (50 мл) объемов. Это объясняется большей удельной поверхностью мелких конусов (согласно зависимости, показанной на рис. 1, они обрастают интенсивнее).

Величина W/S_0 в основном зависит от W/S, но не только от него. Из рис. 5, *А* можно понять, что при обрастании конусообразных тел с увеличением S/S_0 величина W/S_0 возрастает, а W/S меняется мало, тогда как в ряду щеток с разной плотностью расположения (рис. 5, *В*) оба значения плотности обрастания сначала увеличиваются, а когда W/S_0 стабилизируется, W/S уменьшается.

Однако наиболее существенный вывод из рис. 5 состоит в том, что при большом разнообразии форм подводных объектов, их размеров, углов наклона обрастающей поверхности к свету, плотности расположения, режимов обтекания водой (связанных с формой и физической плотностью моделей) наблюдается явное сходство закономерностей их обрастания. Особенно важно указать на зависимость плотности обрастания от параметра S/S_0. Эта зависимость примечательна тем, что относится к обрастанию как диатомовыми, так и многокле-

ТАБЛИЦА 1

Standing stock (W/S_0) фитообрастания на экспериментальных конструкциях

Типы моделей и растительные объекты	W/S_0, мг/см^2 (сух. масса)	Экспозиция в море, сут
На моделях стержневого типа		
Диатомовые на «щетках» при величине диаметра стержня D, см:		
0.03	80.5	20
0.06	25.7	11
0.36	20.0	20
Макрофиты на «щетках» при величине диаметра стержня D, см:		
6.45	7.2	36
2.5—5	14.3	36
0.36	37.6	36
0.36	25.0	30
На конусообразных моделях		
Диатомовые при S_0, см^2:		
15.6	1.77	12
6.4	2.95	12
3.5	9.45	12
1.8	20.5	12
Макрофиты при S_0= 78 см^2	82.6	47
На призмах с вогнутой поверхностью (макрофиты) при собственной глубине призмы, см:		
5.1	10.1	30
5.9	12.7	30
8.3	15.8	30
11.2	12.8	30
17.5	7.1	30

точными водорослями. В целом полученные результаты свидетельствуют также о том, что с помощью анализа обрастания экспериментальных моделей можно интерпретировать данные о поселениях водорослей на природных подводных телах, гидротехнических сооружениях, о чем уже сообщалось ранее (Хайлов и др., 1992).

Рост фитомассы макрофитов на стержнях разных диаметров

За 66 сут экспозиции в море количественный учет проводился четырехкратно путем изъятия части обросших водорослями стержней.

Через 12 сут после начала экспозиции на поверхностях стержней обнаружена поросль церамиума, равномерно покрывающая осевые структуры сверху донизу. На 19-е сут были обнаружены молодые слоевища энтероморфы и проведен первый количественный учет биомассы обоих видов. На 26-е и на 37-е сут проведен следующий количественный учет биомассы и отмечено преобладание по массе энтероморфы по сравнению с церамиумом.

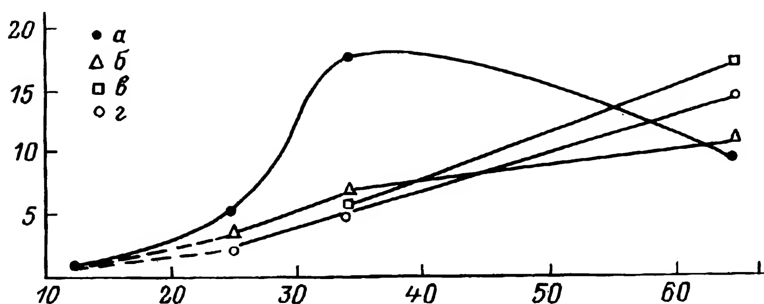


Рис. 6. Динамика роста плотности обрастания макрофитами стержней разных диаметров.
Диаметры стержней, см: *а* — 0.36, *б* — 2.5, *в* — 5, *г* — 6.4. По оси абсцисс — продолжительность эксперимента, сут; по оси ординат — плотность обрастания поверхности, мг/см².

Динамика суммарной по обоим видам плотности обрастания стержней разных диаметров (от 0.36 до 6.4 см) показана на рис. 6. В первые 12 сут различий между поселениями по внешнему виду между стержнями разных диаметров не наблюдалось. На 12-е сут сухая масса водорослей (включая и некоторое количество диатомовых) составляла в среднем около 1 мг на 1 см². За следующие 14 сут на стержнях 0.36 см в диам. фитомасса увеличилась до 5 мг/см², тогда как на стержнях 2.5—6.4 см в диам. она составила в среднем 4 мг/см². За этот период скорости роста в расчете на единицу поверхности на стержнях малого и большого диаметров были равны 0.27 и 0.21 мг/см² · сут соответственно. В следующие 11 сут на стержнях 0.36 см в диам. наблюдался значительно более интенсивный рост водорослей: скорость роста — 1.28 мг/см² · сут на тонких и 0.33 на толстых стержнях (в среднем по трем группам — 2.5, 5 и 6.4 см). В течение следующих 30 сут скорость роста на толстых стержнях оставалась такой же, а на тонких она стала отрицательной (потери массы за счет ее отмирания превысили прирост). На 66-е сут после начала опыта плотность обрастания в группе толстых стержней составила в среднем 13.6, а в группе тонких — всего 9 мг/см².

Деградация сообщества на поверхностях стержней 0.36 см в диам. объясняется тем, что плотность обрастания становится настолько высокой, что приводит к взаимному затенению растений, это препятствует поступлению питательных веществ с движущейся водой. В этих условиях поселение изреживается или отмирает, после чего возобновляется рост тех же видов либо они сменяются другими видами.

Сравнение по «урожаю» (standing stock) обрастающих моделей разных типов и природных донных фитоценозов

Понятие «урожай» наиболее полно разработано применительно к сельскохозяйственным культурам и включает в себя целый ряд взаимодополняющих оценок (Тооминг, 1984). В принципе они подходят и для определения собираемой биомассы морских водорослей (Силкин, Хайлов, 1988), однако альгологами в полном объеме практически никогда не применяются.

Величины W/S_0 (standing stock) фитообрастания, образованного одноклеточными и многоклеточными водорослями, полученные в наших экспериментах (табл. 1), уместно сравнить с пересчитанными на те же единицы аналогичными величинами, полученными в природных фитосистемах. В целях более широкого сравнения в табл. 1 включены величины W/S_0 для типичных ассоциаций макрофитов Черного моря (Калугина-Гутник, 1975), для массовых видов макрофи-

ТАБЛИЦА 2

Standing stock (W/S_0) некоторых природных растительных объектов

Растительные объекты	W/S_0, мг/см^2 (сух. масса)	Источник
Ассоциации черноморских макрофитов		
Cystoseira crinita + C. babata + Cladostephus verticulatus	114	Калугина-Гутник, 1975*
Ulva rigida + Ceramium rubrum	38	То же
U. rigida + Cladophora albida	18	» »
Enteromorpha intestinalis + Callithamnion corymbosum	6—10	» »
Отдельные виды Баренцева моря		
Ascophyllum nodosum	495	Зенкевич, 1963*
Fucus vesiculesus	300	То же
Отдельные виды Черного моря		
Cystoseira crinita (в мезотрофных водах)	32—200	Хайлов, Парчевский, 1983
C. crinita (в евтрофных водах)	60—240	Ковардаков и др., 1985*
Фитопланктон в озерах:		
евтрофных	0.12—1.6	Whittaker, Likens, 1975
мезотрофных	0.04—0.2	То же
олиготрофных	0.01—0.06	» »

Примечание. *В оригинале W/S_0 приведено в кг сыр. массы на 1 м^2.

тов Черного (Хайлов, Парчевский, 1983; Ковардаков и др., 1985) и Баренцева морей (Зенкевич, 1963), а также для фитопланктона озер разной трофности (Whittaker, Likens, 1975).

При сравнении поселений одноклеточных и многоклеточных водорослей на экспериментальных моделях, а особенно при сравнении тех и других с природными зарослями водорослей на дне, следует иметь в виду разное время, необходимое для достижения стационарного состояния сообщества. Согласно предшествующим наблюдениям в аналогичных условиях (Хайлов и др., 1992), сообщество диатомовых достигает максимальной плотности на 20—30-е сут (из рис. 6 также следует, что после 30 сут начинается постепенная деградация сообщества). Энтероморфа в летних поселениях образует генеративные ткани и начинает периодически терять биомассу также примерно в возрасте 1 мес (Парчевский, Рабинович, 1991). То же самое мы наблюдали на наших моделях. Из рис. 5, *Б—Г* следует, что сообщество диатомовых находилось в состоянии, близком к равновесному. Исключение составляло лишь обрастание диатомовыми конусов в возрасте 11 сут (табл. 1), явно не достигшими максимальной плотности. В остальных приведенных в табл. 1 случаях состояние сообщества близко к стационарному. Это позволяет сравнивать приведенные результаты со взятыми из литературных источников данными по различным природным фитосистемам, находящимся в стационарном состоянии (табл. 2).

Из сравнения табл. 1 и 2 следует, что в групповых моделях типа щеток, составленных из стержней разных диаметров, за 30—40 сут, а иногда и за более короткое время образовалась биомасса диатомовых, вполне сравнимая по величине с биомассой макрофитов некоторых черноморских ассоциаций. В отдель-

ТАБЛИЦА 3

Удельная чистая продукция экспериментальных фитообрастаний и некоторых природных растительных объектов

Растительные объекты	Удельная продукция, мг/см^2·сут (сух. масса)	Источник
Пресноводные макрофиты:		
погруженные	0.1—0.54	Whittaker, Likens, 1975
плавающие	0.82—2.4	То же
Морские макрофиты на стержнях разных диаметров *D*, см:		
0.36 (за 33 сут)	1.28	Наши данные
5—6.4 (за 33 сут)	0.33	То же
Морские диатомовые на стержнях разных диаметров *D*, см:		
0.06 (за 15 сут)	1.71	» »
0.03 (за 20 сут)	4.02	» »

ных случаях она даже превышала последнюю. Иное дело — природные ассоциации с такими многолетними доминантами, как черноморская цистозира или фукоиды моря Баренцева, характерная биомасса которых находится в диапазоне 200—500 мг/см^2, что значительно выше максимального значения W/S_o диатомового обрастания.

В табл. 3 приведены удельная, рассчитанная на единицу поверхности (S_o) скорость роста диатомовых и макрофитов на наших моделях и удельная скорость роста макрофитов в природных поселениях. При очевидных частных различиях эти величины одного порядка, что согласуется с выводом, сделанным из сравнений «урожая» по табл. 1 и 2.

Возвращаясь к задаче, поставленной в начале статьи, можно сказать следующее: а) как и предполагалось, экспериментальный подход позволяет количественно оценивать и сравнивать в одинаковых единицах фитообрастания на самых разных по размеру, форме и плотности расположения подводных объектах; б) на любых объектах, которые можно охарактеризовать параметрами S/V и S/S_o, первый в наибольшей мере определяет величину W/S, а второй — величину W/S_o; в) величина «урожая» (standing stock) и скорость роста в расчете на единицу поверхности не различаются в экспериментальных поселениях одноклеточных и многоклеточных водорослей столь значительно, как в природных подводных фитоценозах. Этот последний вывод может представлять практический интерес в аквакультуре.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М., 1963. 739 с.

Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. Киев, 1975. 247 с.

Ковардаков С. А., Празукин А. В., Фирсов Ю. К., Попов А. Е. Комплексная адаптация цистозиры к градиентным условиям (научные и прикладные проблемы). Киев, 1985. 217 с.

Парчевский В. П., Рабинович М. А. Скорость роста и урожай зеленой водоросли *Enteromorpha intestinalis* на искусственных субстратах в районе хозяйственных стоков // Биология моря. 1991. № 2. С. 30—36.

Силкин В. А., Хайлов К. М. Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. Л., 1988. 230 с.

Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л., 1984. 263 с.

Хайлов К. М., Завалко С. Е., Ковардаков С. А., Рабинович М. А. Изготовление и применение гипсовых структур для регистрации физико-химического взаимодействия тела с движущейся водой в мелкомасштабном пространстве // Экология моря. 1988. Вып. 30. С. 83—90.

Хайлов К. М., Парчевский В. П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. Киев, 1983. 253 с.

Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. Киев, 1992. 280 с.

Whittaker R. H., Likens G. E. The biosphere and man // Primary productivity of the biosphere. Berlin—N. Y., 1975. P. 305—328.

Институт биологии южных морей НАН Украины
Севастополь

Получено 21 II 1994

SUMMARY

Experimental bodies of different from (right cylinders, spheres, cones, quadrilateral pyramides, triangular prisms) of different size, were exposed in different spatial sets (compositions) to the water of the inshore sea for the formation of steady-state algal growths on their surfaces. The density of algal biomass W/S (where W is total dry mass, S — surface area of the body) and W/S_0 (where S_0 is geometric projection of the body on horizontal surface) were measured. Thereafter both W/S and W/S_0 were described as a function of different morphometric parameters of experimental bodies (their diameter, relative surface area, relation S/S_0). As a result, quantitative comparison of algal fouling on the surface of very different bodies and their assemblages became possible. Some general principles of the fouling by unicellular and multicellular algae are discussed.

582.572.2(234.421.1) : 581.4 : 581.5

В. В. Кричфалуший, В. С. Шушман, О. Е. Сароз

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *ERYTHRONIUM DENS-CANIS* (*LILIACEAE*) В КАРПАТАХ

V. V. KRICSFALUSY, V. S. SHUSHMAN, O. E. SAROZ. BIOMORPHOLOGIC AND ECOLOGICAL-COENOTIC CHARACTERIZATION OF *ERYTHRONIUM DENS-CANIS* (*LILIACEAE*) IN THE CARPATHIANS

В результате комплексных биоэкологических исследований *E. dens-canis* в Карпатах определены современный ареал вида и особенности его динамики. Выявлена эколого-ценотическая приуроченность кандыка, изучены жизненные циклы (морфогенез, онтогенез) и сезонный ритм его развития, определены возрастная и пространственная структура, а также плотность и фитомасса популяций. Исследованы наиболее важные аспекты репродуктивной биологии вида (семенное и вегетативное размножение). Установлена внутривидовая таксономическая структура кандыка, описан новый для науки подвид *E. dens-canis* L. subsp. *albiflorum* Kricsfalusy. Определены оптимум существования кандыка и его устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов. Предложены мероприятия по сохранению и использованию его внутривидового разнообразия в исследуемом регионе.

Кандык собачий зуб *Erythronium dens-canis* L. — луковичный эфемероидный геофит, высокодекоративное ранневесеннее растение, отличный перганос, используется также в народной медицине (рис. 1, вкл.).

В пределах всего ареала кандык отнесен к исчезающим видам природной флоры. Он взят под охрану и включен в национальные Красные книги, а также в списки исчезающих растений во всех сопредельных странах карпатского региона, где произрастает: Украины и бывшего СССР (Чопик, 1978; Червона книга..., 1980; Редкие и исчезающие..., 1981; Красная книга СССР, 1984), Словакии (Màglocký, 1983), Венгрии (Vörös könyv, 1990) и Румынии (Boscain, Purdela, 1989).

До настоящего времени в литературе имелись в основном сведения общего систематического и хорологического характера (Вайнагій, 1964; Фодор, 1974; Комендар та ін., 1976, и др.). В то же время кандык представляет интерес и как третичный реликт неморальной флоры. Кроме того, в его составе описано несколько внутривидовых групп различного уровня, некоторые из них имеют спорный таксономический ранг. Все это обусловило необходимость проведения комплексных исследований кандыка с целью получения целостной картины биоэкологии вида и разработки научных основ его охраны.

Материал и методика

Материалом для данной работы послужили исследования 5 популяций кандыка, проведенные в период с 1988 по 1993 г. в Карпатах (табл. 1). Для сравнительного анализа нами принят объем популяции в понимании Т. А. Работнова (1950а). При изучении биоморфологических особенностей, а также внутри- и межпопуляционной изменчивости вида из каждой популяции отбирали по 25 случайных генеративных особей, которые исследовали по следующим

ТАБЛИЦА 1

Географическое расположение изученных популяций кандыка

№ популяции	Местонахождение
	Восточные Карпаты (Украина)
I	Предгорный пояс, окр. с. Шаян Хустского р-на Закарпатской обл. (260 м над ур. м.)
II	Нижний горный пояс, окр. с. Водица Раховского р-на Закарпатской обл. (420 м над ур. м.)
III	Верхний горный пояс, гора Щевора (отроги хр. Мармарошские Альпы, 1100 м над ур. м.)
IV	Субальпийский пояс, гора Апецка (отроги хр. Свидовец, 1350 м над ур. м.)
	Западные Карпаты (Словакия)
V	Нижний горный пояс, гора Малый Верх (хр. Силицка планина, 640 м над ур. м.)

20 морфологическим признакам: высоте растения, высоте цветоноса, длине луковицы, диаметру луковицы, длине 1-го листа, ширине 1-го листа, длине черешка 1-го листа, длине 2-го листа, ширине 2-го листа, длине черешка 2-го листа, длине лепестков внешнего круга околоцветника, ширине лепестков внешнего круга околоцветника, длине лепестков внутреннего круга околоцветника, ширине лепестков внутреннего круга околоцветника, длине тычиночной нити, длине пыльника, диаметру завязи, длине столбика завязи, длине коробочки, диаметру коробочки.

Изучение большого жизненного цикла, определение возрастной структуры и плотности популяций в различных эколого-ценотических условиях проводили на трансектах в пределах одного участка ассоциации. Биоморфологическую характеристику растений каждой возрастной группы и каждой подгруппы составляли на основании измерений 10—15 особей. Возрастные состояния выделяли по схеме Т. А. Работнова (1950б) с дополнениями О. В. Смирновой с соавт. (1976). Определение семенной продуктивности проводили по методике Т. А. Работнова (1950б) и И. В. Вайнагия (1974).

Кариологические исследования проводили с использованием метода давленых препаратов с последующей их ацето-карминовой окраской (Паушева, 1988). Палиноморфологические исследования выполнены Р. Я. Кишем на сканирующем электронном микроскопе JEM-2 в Институте ботаники НАН Украины.

Полученные цифровые данные обрабатывали вариационно-статистическими методами (Лакин, 1990, и др.). Для каждого среднего арифметического ($\bar{X}$) определяли ошибку ($S_{\bar{x}}$), среднее квадратическое или стандартное отклонение (S_x), коэффициент вариации (V, %). Достоверность биометрических параметров оценивали при помощи критерия Стьюдента (t). Для установления точности исследования вычисляли показатель P, %. Вариационно-статистическую обработку цифровых данных выполняли с помощью персонального компьютера типа IBM PC/AT-386.

Для исследования почвенного покрова в местах произрастания изучаемых популяций закладывали почвенные разрезы и проводили их морфологические описания. Классификация типов почв выполнена по схеме Е. Н. Рудневой (1960).

Ареал и эколого-ценотическая приуроченность

Кандык распространен от Пиренеев на западе до Восточных Карпат на востоке. Согласно классификации К. А. Малиновского (1980), его можно отнести к видам неморального элемента флоры с европейским типом ареала, имеющим монтанно-среднеевропейское распространение.

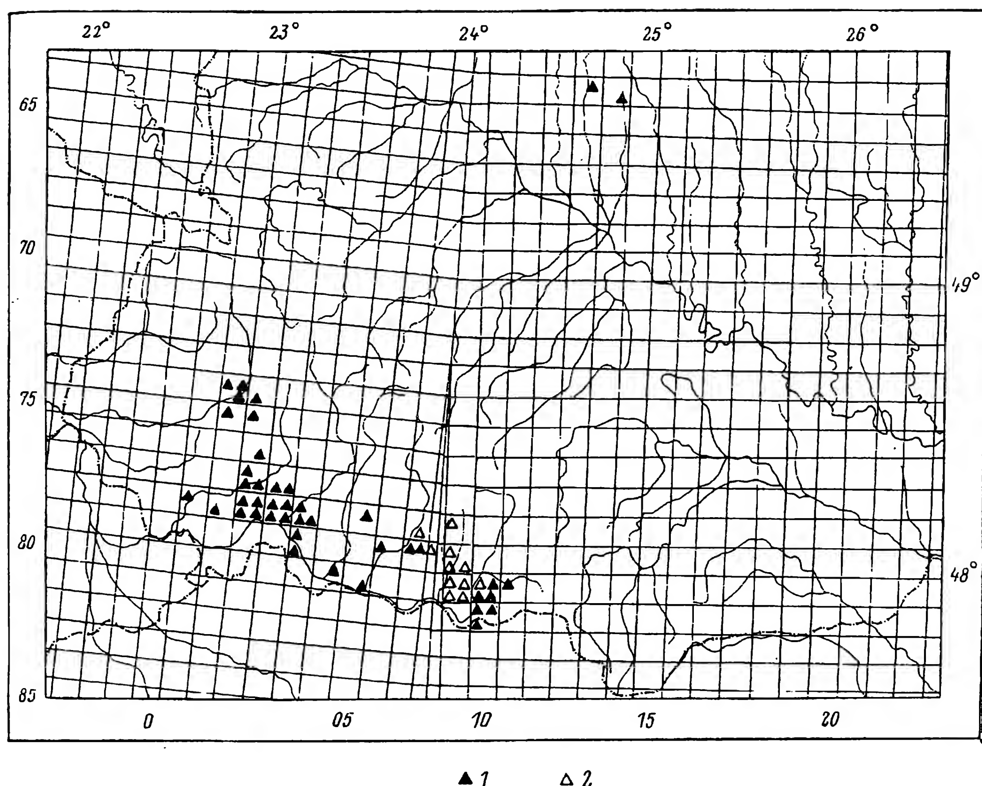


Рис. 2. Ареал *Erythronium dens-canis* на Украине.
Популяции: *1* — *E. dens-canis* subsp. *dens-canis*; *2* — *E. dens-canis* subsp. *albiflorum*.

На основе обработки литературных данных, материалов гербариев Ужгородского (UU), Львовского (LW), Черновицкого (CHER) и Клужского (CL, Румыния) университетов, Львовского природоведческого музея НАН Украины (LWS), Института ботаники НАН Украины (KW), а также собственных исследований составлена точечная карта распространения кандыка на Украине, включающая в себя 50 географических пунктов, сосредоточенных главным образом в Закарпатье (48 пунктов; 14 из них выявлены впервые). Наиболее продвинуты на восток островные местопроизрастания вида в Львовской обл. — 2 пункта (рис. 2).

По данным А. Маргиттая (1923), в 20-е годы вид повсеместно встречался в Мармарошской жупе на Подкарпатской Руси (в настоящее время это территория Раховского, Тячевского и Хутского районов Закарпатской обл. Украины). В результате сведéния широколиственных лесов, а также уничтожения растений кандыка (сбор цветов и луковиц) за последние десятилетия его ареал существенно сократился. Он представлен небольшими изолированными популяциями, бóльшая часть которых сосредоточена в предгорном и нижнегорном поясах. Вертикальный диапазон распространения вида — от Закарпатской низменности (120—130 м над ур. м.) до субальпийского пояса Восточных Карпат (1350 м над ур. м.).

Кандык произрастает на легких, влажных, слабокислых (до нейтральных), гумусных почвах. Это типичный мезофильный лесной вид, приуроченный к буковым, буково-дубовым и буково-грабовым лесам. Изредка встречается на полянах в разреженных хвойных лесах, среди кустарников и на лугах.

Оптимум распространения вида (Крічфалушій, Мигаль, 1993) находится в

сообществах классов Querco—Fagetea Br.-Bl. et Vlieg. 37 (порядок Fagetalia Pawł. 28, союз Alno—Ulmion Br.-Bl. et Tx. 43 и Fagion Luquet 26), Quercetea pubescenti-petraea Doing 55 (порядок Quercetalia pubescentis Br.-Bl. 31, союз Buxo—Quercion pubescentis Zolyómi et Jakucs 61), Carpino—Fagetea Jakucs 67 (порядок Luzulo—Fagetalia Scam. et Pass. 59, союз Carpino—Quercion Scam. et Pass. 59; порядок Carpino—Fagetalia Scam. et Pass. 59, союз Eu-Carpinion Scam. et Pass. 59) и Molinio—Arrhenatheretea Tx. 37 (порядок Nardetalia Pass. 49, союз Nardion Br.-Bl. 26).

В предгорье (популяция *I*) кандык произрастает в буково-грабовом лесу, подлесок которого образован молодыми деревьями *Fagus sylvatica*,[1] *Carpinus betulus*, а также кустарничками *Sambucus nigra*. В травяном ярусе обильно присутствуют и такие эфемероиды, как *Scilla kladnii*, *Galanthus nivalis*, *Corydalis cava*, *Dentaria glandulosa*, *Anemonoides nemorosa*, а также *Briza elatior*, *Dactylis glomerata*, *Carex sylvatica*, *Luzula luzuloides*, *Mercurialis perennis*, *Melampyrum nemorosum*, *Geranium robertianum* и др. Почвы бурые горно-лесные, богатые гумусом.

В нижнем горном поясе (популяция *II*) кандык произрастает среди кустарников на месте бывшего букового леса. В подлеске встречаются *Fagus sylvatica*, *Corylus avellana*, изредка — *Carpinus betulus*. В довольно бедном травяном покрове отмечены *Carex pilosa*, *Asperula odorata*, *Dentaria glandulosa*, *Salvia glutinosa*, *Symphytum cordatum* и др. Почвы дерново-буроземные.

В верхнем горном поясе (популяция *III*) кандык встречается на поляне, в хвойном лесу, образованном *Abies alba* и *Picea abies*. Ранее здесь произрастал буковый лес, после сведения которого были заложены посадки хвойных пород. Подлесок отсутствует, среди кустарничков отмечен *Vaccinium myrtillus*, в травяном покрове преобладают *Deschampsia cespitosa*, *Nardus stricta*, *Luzula sylvatica*, *Potentilla erecta*, *Pteridium aquilinum*, *Lycopodium clavatum* и др. Почвы бурые горно-лесные, с высоким содержанием гумуса.

В субальпийском поясе (популяция *IV*) кандык находится на вертикальном пределе своего распространения в Восточных Карпатах. Он произрастает на плотнодернистых лугах, образованных *Nardus stricta*. Травяной покров сомкнутый, встречаются *Crocus heuffelianus*, *Homogyne alpina*, *Soldanella montana*, *Gentiana acaulis* и др. Почвы горно-луговые буроземные, щебнистые.

Популяция *V* приурочена к нижнему горному поясу растительности. Она удалена на запад от восточнокарпатских популяций примерно на 200 км. Сообщество, в составе которого отмечена данная популяция, принадлежит к союзу Tilio—Acerion Klika 35 порядка Fraxinetalia Scam. et Pass. 59 класса Carpino—Fagetea. В древесном ярусе встречаются *Tilia cordata*, *Carpinus betulus* и *Crataegus laevigata*, в травяном — *Scilla buekkensis*, *Corydalis solida*, *Asperula odorata* и др. Почвы сильнокаменистые бурые лесные, богатые гумусом. В отличие от предыдущих типов почв, образовавшихся на флишовых породах, здесь основными почвообразующими породами являются исключительно известняки.

Малый жизненный цикл и сезонный ритм развития

Описания морфологической структуры взрослых особей кандыка, вегетативного размножения и прорастания семян находим в работах Th. Irmisch (1850, 1863) и I. Velenovský (1907), подробный морфологический анализ луковицы кандыка — в работе F. Speta (1984).

Луковица кандыка во взрослом состоянии составлена 4 чешуями, 3 из которых срастаются между собой и прирастают к цветоносу на ранних этапах онтогенеза, образуя чешую туникатного типа, а 4-я остается свободной и охва-

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

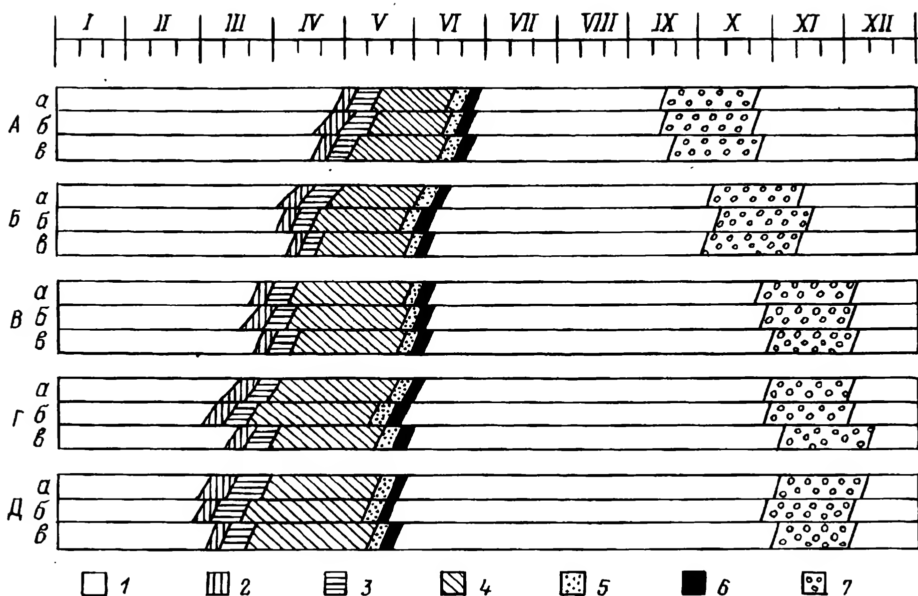


Рис. 3. Фенологические спектры популяций *Erythronium dens-canis*.

1 — период покоя, *2* — бутонизация, *3* — цветение, *4* — созревание семян, *5* — обсеменение, *6* — отмирание, *7* — осеннее отрастание корней. Годы: *а* — 1989, *б* — 1990, *в* — 1991. Популяции : *А* — Апецка, *Б* — Щевора, *В* — Водица, *Г* — Шаян, *Д* — Малый Верх. *I—XII* — календарные месяцы.

тывает почку возобновления. До начала формирования монокарпического побега нарастание луковицы моноподиальное, а затем симподиальное.

Надземное развитие кандыка на Закарпатской низменности начинается в первой половине марта. Всходы появляются вслед за таянием снега, иногда пробиваются и через обледеневшую корку. Цветение одного цветка продолжается 6—10 дней. Плоды дозревают на земле, вскрываются в продольном направлении сверху вниз. Семена распространяются муравьями, т. е. кандыку свойственна мирмекохория. Средняя продолжительность вегетации 2.5—3 мес. С увеличением высоты местности над уровнем моря сроки вегетации сдвигаются на 1—1.5 мес и сокращаются (рис. 3).

С началом вегетации в луковице начинают формироваться чешуи. В период цветения в луковице закладывается зачаток побега будущего года. По окончании надземной вегетации происходит процесс дифференциации цветка, к июлю в цветочном побеге имеются сформированные мужские и женские органы. В сентябре заканчивается процесс формирования пыльцы. Во второй вегетационный период происходит надземное развитие монокарпического побега. Таким образом, малый жизненный цикл кандыка завершается в течение 2 лет.

В ходе морфогенеза сменяются следующие фазы: первичный побег (*p—im*)— главный симподий (*v*)—[первичный куст (g_1)]—неветвящаяся партикула (g_3). Фаза первичного куста встречается довольно редко.

Большой жизненный цикл

В онтогенезе кандыка выделены следующие возрастные группы (рис. 4; табл. 2).

Семена (*se*). Продолговато-яйцевидной формы, соломенно-желтые, с хорошо выраженным присемянником в области халазы. По морфологической природе это ариллоид — вырост внешнего интегумента (Комар, 1985). В условиях засухи семена пересыхают и быстро теряют всхожесть.

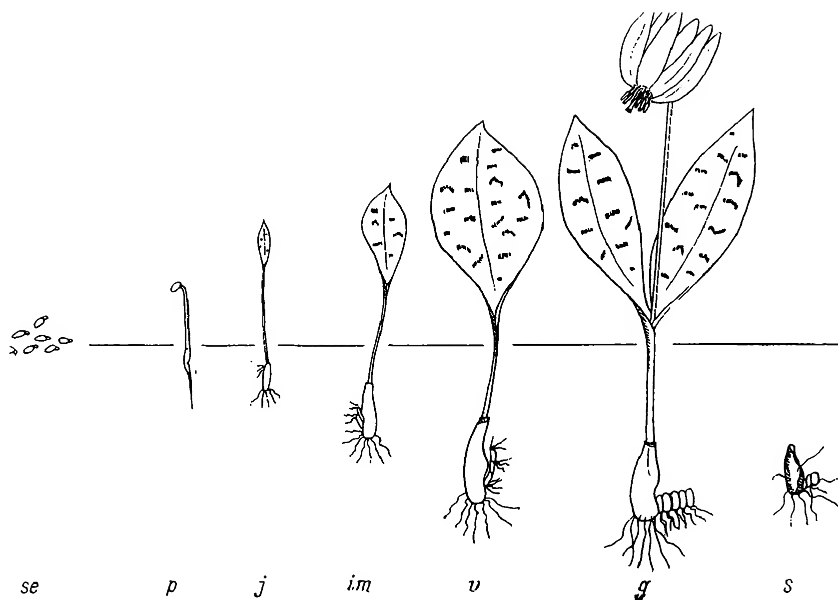


Рис. 4. Онтогенез *Erythronium dens-canis*.
se—s — особи в различных возрастных состояниях. Объяснения в тексте.

Проростки (*p*). Семена прорастают во второй половине сентября по надземному типу. Влагалище семядоли растет вниз, углубляя при этом почку, главный корень занимает боковое положение. Образовавшийся вырост («шпора») направлен вертикально вниз. Внутрь этого выроста перемещается терминальная почка.

Ювенильные растения (*j*). Для них характерно наличие 1 продолговатого ассимилирующего листа, луковицы из 2 чешуй и пучка придаточных корней.

Имматурные растения (*im*). Ассимилирующий лист с более крупной продолговатой пластинкой. Луковица вытянутая, с хорошо заметным выростом, состоит из 2 чешуй. «Шпора» образована сросшимися влагалищами чешуевидных листьев. От луковицы отходят пучки придаточных корней.

Виргинильные растения (*v*) имеют 1 ассимилирующий лист, по форме и размерам приближающийся к таковым у взрослых генеративных особей. Луковица состоит из 3 чешуй, по виду напоминает собачий клык.

Генеративные растения (*g*). Группа объединяет цветущие особи с 2 ассимилирующими листьями. Цветение наступает не ранее чем на 6-й год развития. Луковица состоит из 4 чешуй, достигает в этом возрасте максимальной глубины залегания.

Субсенильные растения (*ss*). Ассимилирующий лист 1; наблюдается потеря способности к цветению и вегетативному размножению. Видны остатки луковиц прошлых сезонов развития, образующих своего рода «корневище».

Сенильные растения (*s*). Очень слабые, отмирающие особи без ассимилирующих листьев. Луковицы рыхлые, разлагающиеся.

Выявить субсенильные и сенильные растения в составе ценозов было трудно в связи с их отмиранием к моменту начала вегетации. Особи этих групп мы обнаружили во всех популяциях, но количественный учет не проводили, так как бóльшая часть растений к этому времени полностью разложилась.

Согласно классификации Смирновой (1987), по продолжительности жизненного цикла кандык следует отнести к растениям с длительным онтогенезом

ТАБЛИЦА 2

Смена биоморфологических признаков кандыка в зависимости от возрастного состояния

Возрастные группы	Общая фитомасса растения, г	Общая высота растения, см	Луковица			Количество корней, шт.	Лист		Околоцветник			
			глубина залегания, см	длина, см	диаметр, см		длина, см	ширина, см	длина лепестков внешнего круга, см	ширина лепестков внешнего круга, см	длина лепестков внутреннего круга, см	ширина лепестков внутреннего круга, см
p	0.02±0.01 0.03±0.01	8.52±1.16 8.58±0.86	2.52±1.59 2.34±2.06	0.44±0.25 0.50±0.32	0.18±0.12 0.19±0.10	5.80±0.37 6.80±0.53	0.78±0.66 0.62±1.20	0.30±0.32 0.20±0.45	—	—	—	—
j	0.09±0.03 0.17±0.03	7.50±3.00 11.88±8.80	3.38±3.15 5.08±5.16	0.74±0.81 1.34±6.69	0.26±0.25 0.34±0.25	5.60±0.60 7.40±0.40	2.20±1.73 2.62±3.21	0.74±1.16 1.22±2.78	—	—	—	—
im	0.40±0.05 0.34±0.08	14.62±10.32 16.10±5.45	7.46±6.15 8.00±0.51	2.06±0.68 2.54±1.47	0.32±0.20 0.52±0.37	5.00±0.32 8.60±0.51	3.94±4.92 4.78±3.66	1.90±2.36 2.56±1.50	—	—	—	—
v	2.02±0.17 1.96±0.17	25.06±11.49 19.60±20.65	11.72±10.09 9.50±3.03	3.30±1.30 3.14±1.33	0.58±0.37 0.64±0.25	7.00±0.50 8.40±0.51	9.32±3.48 8.02±3.59	6.44±3.61 3.78±2.05	—	—	—	—
g	3.92±0.18 3.04±0.17	25.95±8.78 23.36±4.75	11.08±6.84 10.17±4.97	4.03±0.95 3.59±1.03	0.83±0.42 0.73±0.36	13.13±0.27 12.20±1.02	10.02±3.00 7.86±3.14	3.53±1.24 2.90±1.73	4.16±1.78 3.33±0.78	1.02±0.43 0.69±0.24	3.96±1.81 3.11±1.24	0.89±0.38 0.59±0.24
ss	1.52±0.09 1.54±0.07	20.52±9.92 22.72±12.79	11.12±8.57 10.30±7.14	3.22±1.49 3.22±1.43	0.58±0.37 0.62±0.20	7.80±0.86 9.20±0.80	7.40±6.18 8.04±6.50	4.20±4.96 3.86±2.65	—	—	—	—

Примечание. Над чертой — предгорный пояс; под чертой — высокогорный пояс Восточных Карпат.

(10—12 лет), а по темпам развития — к растениям с медленным прохождением прегенеративного периода (6—7 лет). По особенностям большого жизненного цикла кандык принадлежит к типу моноцентрических биоморф с полной ранней неспециализированной дезинтеграцией (по схеме Смирновой и др., 1976).

Возрастная структура и плотность популяций

Анализ возрастной структуры популяций кандыка показал, что их можно отнести к двум типам — левостороннему и правостороннему (рис. 5). В популяциях *I—III* преобладают молодые особи (63.16—81.74 %), сенильные и субсенильные встречаются крайне редко. Молодая часть спектра весьма динамична, и максимумы могут приходиться на любую из возрастных групп (*p*, *j*, *im*). Заметные флуктуации в группе молодых особей обусловлены неравномерностью инспермации и приживания всходов. Периодичность приживания всходов связана с тем, что семена кандыка имеют недоразвитый зародыш, поэтому растения могут погибнуть от пересыхания. В популяциях *IV* и *V* доминируют взрослые особи (70.00—79.07 %). Однако если в популяции *IV* максимум приходится на генеративную группу, то в популяции *V* — на вегетативные особи. В обеих популяциях сенильные и субсенильные растения встречаются чаще, чем в предыдущих; наибольшее их количество (3 экз./м^2) обнаружено в популяции *V*, где также наивысший показатель вегетативного размножения.

Левосторонний характер возрастных спектров обусловлен семенным типом самоподдержания популяций, большой длительностью прегенеративного периода, эндогенной олигокарпичностью и особенностями онтогенеза, при котором лишь единичные особи доживают до сенильного состояния. Правосторонний возрастной спектр можно объяснить смешанным типом самоподдержания популяций (семенным и вегетативным), а также поливариантностью онтогенеза, в котором большее число особей доживает до старости.

Наивысшая плотность популяций (219 экз./м^2) у кандыка отмечена в предгорьях. С увеличением высоты местности над уровнем моря плотность популяций уменьшается и доходит до 43 особей на 1 м^2 в субальпийском поясе (табл. 3). Для изолированной предгорной популяции *V* отмечены примерно такие же показатели плотности, как и в высокогорье. Это, по-видимому, вызвано

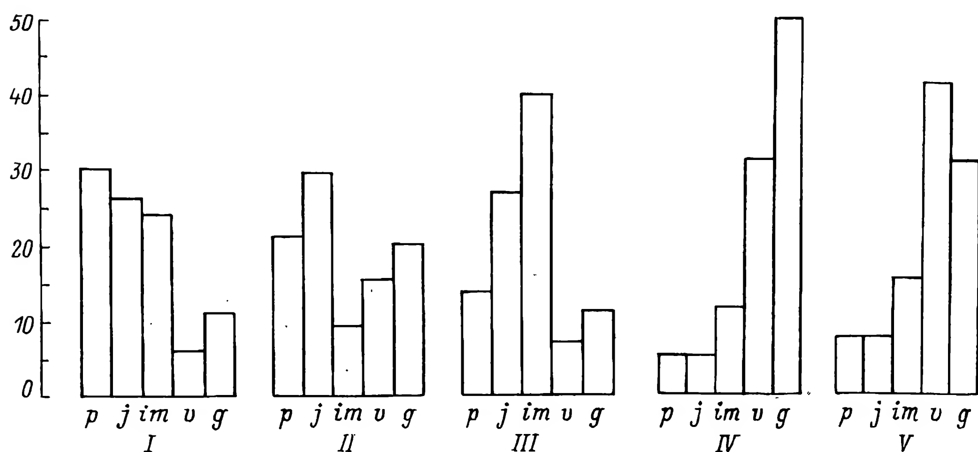


Рис. 5. Возрастные спектры популяций *Erythronium dens-canis*.

I—V — исследуемые популяции; *p—g* — индексы возрастных состояний. По оси ординат — % особей в популяции.

ТАБЛИЦА 3

Плотность популяций кандыка

№ популяции (высота, м над ур. м.)	Возрастные группы растений					Сумма		Общее количество, экз./м^2
	проростки (*p*)	ювенильные (*j*)	имматурные (*im*)	вегетативные (*v*)	генеративные (*g*)	(*p* + *j* + + *im*)	(*v* + *g*)	
I (260)	67 / 30.59	58 / 26.48	54 / 24.66	15 / 6.85	25 / 11.42	179 / 81.74	40 / 18.26	219
II (420)	28 / 24.56	34 / 29.82	10 / 8.78	18 / 15.79	24 / 21.05	72 / 63.16	42 / 36.84	114
III (1100)	8 / 14.29	15 / 26.79	22 / 39.28	4 / 7.14	7 / 12.50	45 / 80.36	11 / 19.64	56
IV (1350)	2 / 4.65	2 / 4.65	5 / 11.63	13 / 30.23	21 / 48.84	9 / 20.93	34 / 79.07	43
V (640)	3 / 7.50	3 / 7.50	6 / 15.00	16 / 40.00	12 / 30.00	15 / 30.00	28 / 70.00	40

Примечание. Над чертой — число особей на 1 м^2; под чертой — их процент от числа растений всех возрастных групп.

ухудшением условий вдоль широтного экологического градиента в связи со значительным удалением этой популяции от основного ареала вида.

Динамику численности особей кандыка на Силицкой планине в Словакии (здесь же находится исследованная нами популяция *V*) изучали J. Haydûk и E. Urvichiarová (1987). Авторы установили, что в течение 3 лет исследования плотность особей на одних и тех же постоянных площадках варьировала в пределах от 10 до 55 %. Среднее число цветущих растений при этом составило около 7 %. M. Pivničková и D. Pecina (1980) при изучении демографии популяций кандыка на северном пределе ареала — в резервате Медник (Чехия) — выявили широкую амплитуду колебаний его численности (плотность колебалась от 28 до 59 %) при среднем числе цветущих особей около 4 %. В исследованных нами восточнокарпатских популяциях число цветущих растений составляло от 11 до 48 %. Таким образом, можно сделать вывод, что по мере удаления от центра ареала количество генеративных особей в составе популяций кандыка существенно (в 7—12 раз) уменьшается.

ТАБЛИЦА 4

Фитомасса особей и популяций кандыка

№ популяции (высота, м над ур. м.)	Возрастные группы растений					Фитомасса популяций, г/м^2
	проростки (*p*)	ювенильные (*j*)	имматурные (*im*)	виргинильные (*v*)	генеративные (*g*)	
I (260)	—	—	—	—	4.570 / 114.250	—
II (420)	0.034 / 0.952	0.170 / 5.780	0.640 / 6.400	2.020 / 36.360	4.210 / 101.040	150.53
III (1100)	0.026 / 0.208	0.090 / 1.350	0.400 / 8.800	1.960 / 7.840	3.920 / 27.440	45.64
IV (1350)	—	—	—	—	3.040 / 63.840	—
V (640)	—	—	—	—	3.210 / 38.520	—

Примечание. Над чертой — масса особей, г; под чертой — суммарная масса всех особей данной возрастной группы, г/м^2.

При исследовании фитомассы популяций (табл. 4) было показано, что, как и в предыдущем случае, максимальных значений этот показатель достигает в предгорьях, а затем уменьшается вдоль высотного экологического градиента. Исключение составляет популяция *IV*, в которой фитомасса больше, чем в популяции *III*, за счет увеличения численности особей генеративной группы. Фитомасса всех возрастных групп особей уменьшается с увеличением высоты местности над уровнем моря.

Вегетативное размножение

Согласно литературным данным, кандык вегетативно размножается только в условиях культуры (Чопик, Аврорин, 1977). Нами же выявлены случаи вегетативного размножения кандыка во всех популяциях. Как правило, оно интенсивнее осуществляется в условиях, менее благоприятных для вида (популяции *IV* и *V*). Отмечены два типа вегетативного размножения. Первый тип встречается наиболее часто; размножение начинается в генеративном периоде и сопровождается неглубоким омоложением потомства, которое по возрастному состоянию можно причислить к виргинильной группе. Второй тип вегетативного размножения встречается реже; он осуществляется глубокоомоложенными диаспорами. На материнских растениях (виргинильных) образуются виргинильные или имматурные особи. Подобный механизм вегетативного размножения выявлен в высокогорной популяции *IV*. Отмечены также случаи старческого распада, не сопровождающегося омоложением потомства: из сенильных отмирающих особей образуются генеративные или виргинильные растения. Кандык — вегетативно неподвижный вид со слабодиффузным размещением особей в ценозе. В ходе вегетативного размножения формируются компактные клоны, в которых насчитываются 2—3 особи разных возрастных групп.

Семенное размножение

Диссеминация у кандыка осуществляется в мае—июне (в зависимости от высоты местопроизрастания над уровнем моря). В благоприятных условиях при достаточной влажности субстрата семена дружно прорастают во второй половине сентября—октябре, их всхожесть 65—90 %. В лабораторных условиях семена прорастают не ранее чем через 120—300 дней. Вес 1000 шт. семян из предгорных популяций — 19.015 (свежесобранных) и 8.103 г (после 2-месячного хранения), из высокогорных — 15.405 и 6.115 г соответственно.

Анализ семенной продуктивности популяций (табл. 5) показал, что вариабельность числа семяпочек, приходящихся на 1 плод (31.08—36.66 %), несколько ниже вариабельности числа семян (36.74—45.85 %). Показатели потенциальной семенной продуктивности популяций с увеличением высоты над уровнем моря постепенно снижаются от 40.26 ± 1.88 до 29.66 ± 1.49, а фактической — резко падают почти втрое (от 21.80 ± 1.13 до 7.06 ± 0.39). Соответственно изменяется и процент обсеменения — от 54.15 до 23.80 %.

Урожай семян при переходе от равнинных условий к горным также уменьшается от 545.0 до 96.60 шт./м^2, за исключением популяции *IV*, где присутствие в возрастном составе большого числа генеративных особей обусловливает больший урожай — до 148.26 шт./м^2. Однако наличие в травяном покрове плотного дерна является непреодолимым препятствием для внедрения большей части семян в почву.

При исследовании семенной продуктивности кандыка в предгорьях в течение 3 лет (Kricsfalusy et al., 1987) обнаружено, что все популяции характеризуются стабильной потенциальной и фактической продуктивностью, высокой прижи-

ТАБЛИЦА 5

Семенная продуктивность кандыка

№ популяции (высота, м над ур. м.)	Количество семяпочек (на плод)					
	$\bar{X}$	$\pm S_{\bar{X}}$	V, %	t	P, %	пределы колебаний
I (260)	40.26	1.88	32.94	21.41	4.66	9—74
II (420)	35.13	3.33	36.66	10.55	9.48	9—81
III (1100)	31.53	2.53	31.08	12.46	8.04	1—37
IV (1350)	29.66	1.49	35.54	19.91	5.02	8—69

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

№ популяции (высота, м над ур. м.)	Количество семян (на плод)						Обсеменение, %	Урожай семян, шт./м^2
	$\bar{X}$	$\pm S_{\bar{X}}$	V, %	t	P, %	пределы колебаний		
I (260)	21.80	1.13	36.74	19.29	5.18	1—37	54.15	545.00
II (420)	18.80	2.23	45.85	8.43	11.76	2—39	53.52	451.20
III (1100)	13.80	1.62	45.51	8.52	11.75	1—37	43.76	96.60
IV (1350)	7.06	0.39	39.24	18.10	5.52	0—31	23.80	148.26

ваемостью всходов. Способность к семенному размножению кандыка может быть оценена как хорошая, за исключением популяции *IV*, произрастающей в субальпийском поясе и имеющей удовлетворительное значение процента обсеменения. В экстремальных условиях высокогорья изменяется способ самоподдержания популяций от семенного к смешанному. Здесь вегетативное размножение особей преобладает, происходят образование клонов и уменьшение роли семенного потомства.

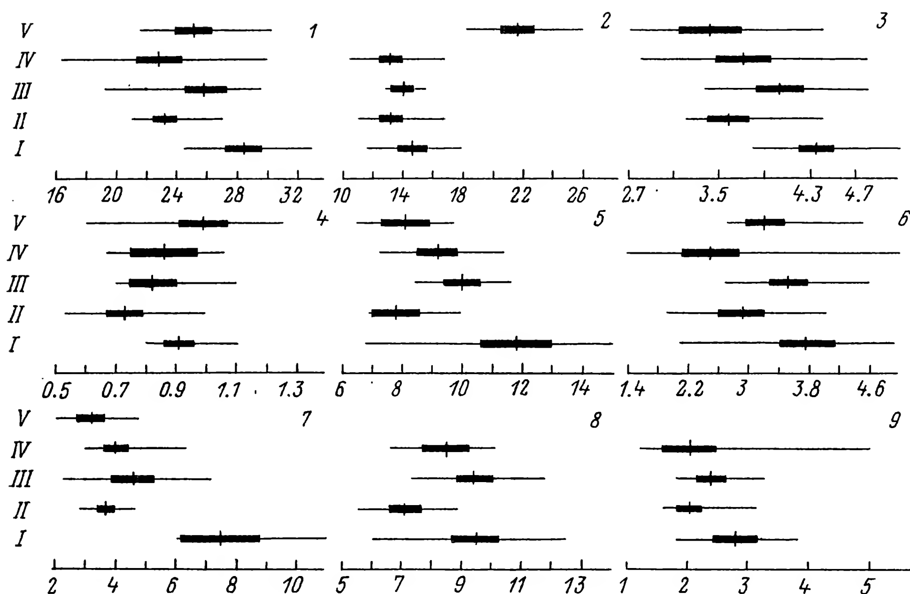
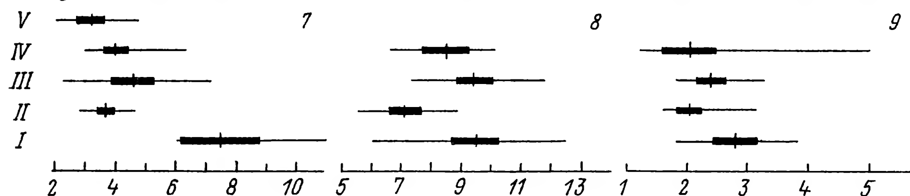
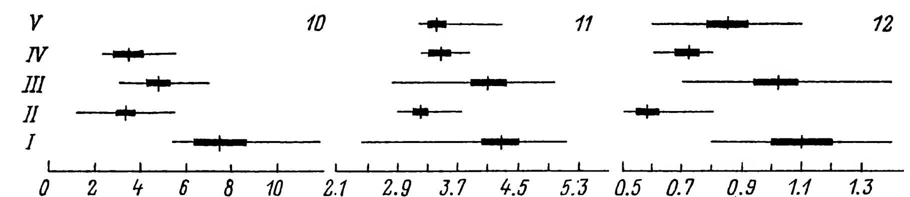
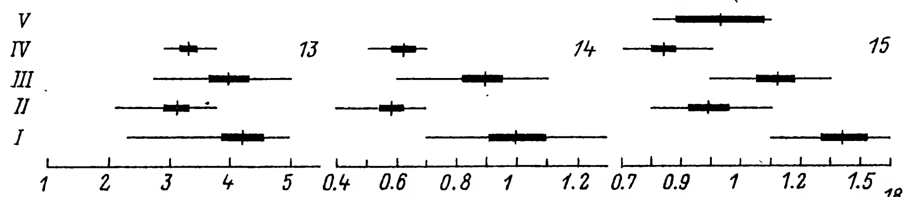
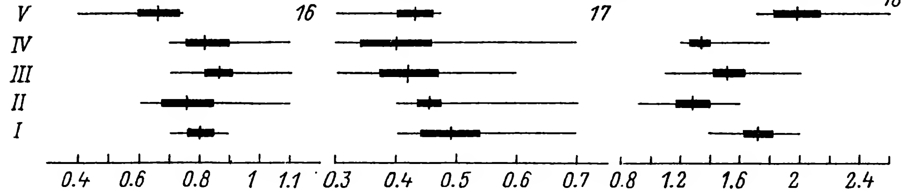
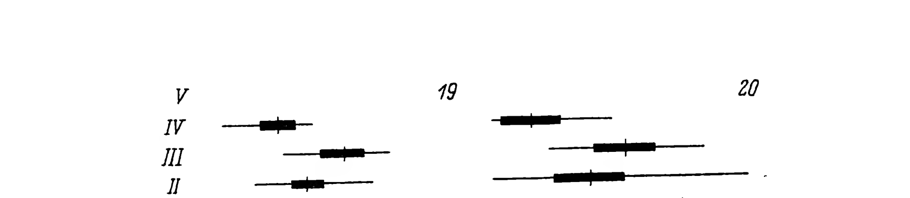
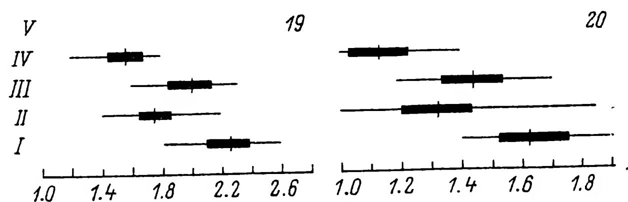
Морфологическая изменчивость

Согласно литературным данным (Ascherson, Graebner, 1906; Soó, 1973, и др.), кандык включает в себя около 10 внутривидовых таксонов различного уровня, которые выделялись, как правило, по окраске лепестков околоцветника, форме листьев и наличию пятен на них. Растения с белыми цветками описывались как отдельные формы или разновидности.

Так, в гербарии J. Baumgarten, хранящемся в Клужском университете, белоцветковые особи кандыка первоначально были определены автором как *E. dens-canis* f. *nivea* (N 4931), а позже описаны как *E. dens-canis* f. *niveus* Baumg. (1816) и *E. dens-canis* var. *β niveus* Baumg. (1816).

В гербарии Львовского университета в коллекции F. Schur под N 3526 нами выявлен образец *E. dens-canis* var. *albiflorum* Schur (1853). Однако описание данного таксона никогда не было автором действительно обнародовано, оно отсутствует и в его обобщающей монографии по флоре Трансильвании (Schur, 1866).

K. Maly (1904) выделяет белоцветковые экземпляры кандыка из Сербии как f. *niveus*, однако не приводит ее описания. P. Ascherson и P. Graebner (1906) упомянутую форму рассматривают в качестве *E. dens-canis* var. *niveus* Maly (1904), хотя значительно раньше, как уже отмечалось, она была описана


V
IV
III
II
I
1
2
3
16 20 24 28 32
10 14 18 22 26
2.7 3.5 4.3 4.7
4
5
6
0.5 0.7 0.9 1.1 1.3
6 8 10 12 14
1.4 2.2 3 3.8 4.6
7
8
9
2 4 6 8 10
5 7 9 11 13
1 2 3 4 5


V
IV
III
II
I
10
11
12
0 2 4 6 8 10
2.1 2.9 3.7 4.5 5.3
0.5 0.7 0.9 1.1 1.3

V
IV
III
II
I
13
14
15
1 2 3 4 5
0.4 0.6 0.8 1 1.2
0.7 0.9 1 1.2 1.5

V
IV
III
II
I
16
17
18
0.4 0.6 0.8 1 1.1
0.3 0.4 0.5 0.6 0.7
0.8 1.2 1.6 2 2.4


V
IV
III
II
I
19
20
1.0 1.4 1.8 2.2 2.6
1.0 1.2 1.4 1.6 1.8

J. Baumgarten (1816). Следовательно, таксон, выделенный Maly, не может считаться валидным. Кстати, в монографии A. Hayek (1933) по флоре Балкан, изданной после выхода в свет труда P. Ascherson и P. Graebner, а также в большей части других флористических работ белоцветковые экземпляры кандыка приводятся как *E. dens-canis* f. *niveum* Baumg.

A. Buia и M. Paun (1960) описали разновидность кандыка с бледно-желтыми лепестками околоцветника — *E. dens-canis* L. subsp. *niveus* (Maly) Buia et Paun var. *prodani* Buia et Paun (1960). При этом авторы повысили выделенный Maly (1904) таксон до ранга подвида. Однако, согласно «Международному кодексу ботанической номенклатуры» (1974), в связи с неточным цитированием базионима предложенная таксономическая комбинация не может быть принята.

С. С. Фодор (1974) белоцветковые растения кандыка из одного пункта на территории Закарпатья (г. Магура, Тячевский р-н) выделяет как новый подвид — *E. dens-canis* L. subsp. *albida* Fodor, однако не приводит его описания.

Таким образом, до настоящего времени белоцветковые экземпляры кандыка действительно описаны лишь под названием *E. dens-canis* f. *niveum* Baumg. J. Richardson (1980) рассматривает подобные растения из юго-западной Румынии как *E. dens-canis* var. *niveum* Baumg. Он отмечает, что очень интересным представляется выявление белоцветковых растений в других частях ареала вида. Анализ литературных источников и гербарных материалов показал, что белоцветковые растения наряду с обычными встречаются в составе популяций кандыка по всему ареалу вида. Их можно рассматривать в качестве отдельной формы (Baumgarten, 1816) или разновидности (Richardson, 1980).

Кроме того, на основе анализа литературных данных (Zahariadi, 1966; Фодор, 1974; Диклич; 1975, и др.) и собственных исследований по всему ареалу вида (Швейцария, Австрия, Югославия, Румыния, Венгрия, Словакия, Украина) мы пришли к выводу, что помимо упомянутых одиночных экземпляров белоцветковых растений в некоторых регионах Европы встречаются целые популяции кандыка с белыми цветками — в Боснии и Герцеговине (в районе Сараево — 2 пункта), в Сербии (в районе Ниш — 3 пункта), в Румынии (в районах Брашов, Орадеа, Олтения — 13 пунктов) и на Украине (Закарпатская обл., Тячевский и Раховский районы — 11 пунктов). Очень редко, как исключение, в белоцветковых популяциях встречаются растения со слабо развитой окраской околоцветника и желтыми пыльниками. В зоне контакта розово- и белоцветковых популяций нами также выявлены особи кандыка гибридного происхождения. Например, на 100 учетных растений наряду с обычными розовоцветковыми особями, имеющими черные пыльники (85 экз.), встречались также белоцветковые с желтыми пыльниками (8 экз.), розовоцветковые с желтыми пыльниками (5 экз.) и белоцветковые с черными пыльниками (2 экз.).

Результаты исследования внутривидовой изменчивости кандыка представлены на рис. 6. Как видно, изменчивость большей части признаков имеет средний и низкий уровни варьирования ($V < 20$ %). Наиболее стабильными признаками всех популяций оказались высота растения ($V = 7.88$—15.18 %), длина луковицы ($V = 8.43$—17.60 %) и длина лепестков внешнего круга околоцветника ($V = 7.93$—16.89 %). Наиболее изменчивыми признаками всех популяций яв-

---

Рис. 6. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков *Erythronium dens-canis*.

I—V — исследуемые популяции. *1—20* — признаки, см: *1* — высота растения, *2* — высота цветоноса, *3* — длина луковицы, *4* — диаметр луковицы, *5* — длина 1-го листа, *6* — ширина 1-го листа, *7* — длина черешка 1-го листа, *8* — длина 2-го листа, *9* — ширина 2-го листа, *10* — длина черешка 2-го листа, *11* — длина лепестков внешнего круга околоцветника, *12* — ширина лепестков внешнего круга околоцветника, *13* — длина лепестков внутреннего круга околоцветника, *14* — ширина лепестков внутреннего круга околоцветника, *15* — длина тычиночной нити, *16* — длина пыльника, *17* — диаметр завязи, *18* — длина столбика завязи, *19* — длина коробочки, *20* — диаметр коробочки. Графически представлены: среднее арифметическое значение ($\bar{X}$), стандартное отклонение ($S_{\bar{X}}$), диапазон изменчивости (X_{min}—X_{max}).

ТАБЛИЦА 6

Сравнительная характеристика разных подвидов кандыка

№ признака	Признаки	*E. dens-canis* subsp. *albiflorus* (X_{II}—X_{IV})	*E. dens-canis* subsp. *dens-canis* (X_{I}—X_{III})
1	Высота растения, см	22.82—23.36	25.95—28.42
2	Высота цветоноса, см	13.21—13.33	14.11—14.72
3	Длина луковицы, см	3.59—3.73	4.03—4.37
4	Диаметр луковицы, см	0.73—0.86	0.83—0.91
5	Длина 1-го листа, см	7.86—9.23	10.02—11.81
6	Ширина 1-го листа, см	2.50—2.89	3.50—3.79
7	Длина черешка 1-го листа, см	3.71—4.01	4.63—7.59
8	Длина 2-го листа, см	7.18—8.56	9.45—9.55
9	Ширина 2-го листа, см	2.07—2.09	2.44—2.82
10	Длина черешка 2-го листа, см	3.52—3.59	4.85—7.88
11	Длина лепестков внешнего круга околоцветника, см	3.11—3.53	4.10—4.26
12	Ширина лепестков внешнего круга околоцветника, см	0.58—0.73	0.99—1.11
13	Длина лепестков внутреннего круга околоцветника, см	3.11—3.38	3.96—4.17
14	Ширина лепестков внутреннего круга околоцветника, см	0.59—0.62	0.89—0.99
15	Длина тычиночной нити, см	0.85—0.99	1.23—1.45
16	Длина пыльника, см	0.77—0.81	0.79—0.85
17	Диаметр завязи, см	0.40—0.48	0.43—0.49
18	Длина столбика завязи, см	1.29—1.35	1.53—1.77
19	Длина коробочки, см	1.56—1.75	2.00—2.25
20	Диаметр коробочки, см	1.13—1.31	1.44—1.63
21	Размер пыльцевых зерен, мкм	89.72—91.68 × × 56.36—57.87	94.12—95.53 × × 60.13—62.01
22	Вес семени, мг	5.82—6.10	7.61—8.15
23	Цвет семени	Бледно-желтый	Темно-охристая
24	Окраска цветка	Белая	Розово-фиолетовая

ляются длина черешка 1-го листа (V = 17.75—35.32 %), ширина 2-го листа (V = 22.40—44.23 %), длина черешка 2-го листа (V = 27.40—49.46 %) и длина пыльника (V = 22.03—26.34 %).

Анализ расхождения между средними значениями 20 исследованных морфологических признаков показал, что статистически достоверная разница наблюдается между группами розово- и белоцветковых популяций по 11—17 признакам (55—85 %), между розовоцветковыми популяциями по 3 признакам (15 %) и между белоцветковыми популяциями по 2 признакам (10 %).

Таким образом, розово- и белоцветковые группы популяций *E. dens-canis* существенно различаются между собой по большинству морфологических признаков. Расхождение между популяциями внутри этих групп незначительное и зависит от эколого-ценотических условий их местопроизрастания (табл. 6).

Следовательно, исходя из результатов проведенных нами исследований, а также анализа литературных данных по другим регионам, следует считать, что белоцветковые растения кандыка в чистых популяциях можно рассматривать в качестве самостоятельного подвида.

E. dens-canis L. subsp. albiflorum Kricsfalusy subsp. nov. — *E. dens-canis* subsp. *niveus* (Maly) Buia et Paun, 1960, Contr. Bot. Univ. Cluj.: 144 (sine indic.

exact. basionym.). — *E. dens-canis* subsp. *albida* Fodor, 1974, Фл. Закарп.: 157, nom. inval. (sine descr.).

A subspecie typica perianthii phyllis albis, seminibus pallidioribus necnon minutie omnium plantae partium differt. Habitat in silva frondosa, inter frutices et in pratis montanis, 200—1400 m s. m.

Typus: Ukraina, regio Transcarpatica, district Tjaczev, jugum Svidovetz, in declivi occidentali montis Apetzka, alt. 1350 m s. m., in pratis subalpinis, 9 V 1982, V. Kricsfalusy, N 672 (UU).

Distributio. In parte austro-orientali Europae centralis.

От типового подвида отличается белыми лепестками околоцветника, более светлой окраской семян и меньшими размерами всех частей растения. Произрастает в лесах, среди кустарников и на горных лугах, 200—1400 м над ур. м.

Тип: Украина, Закарпатская обл., Тячевский р-н, хр. Свидовец, на западном склоне горы Апецка, 1350 м над ур. м., на субальпийских лугах, 9 V 1982, В. Кричфалуший, № 672 (UU).

Распространение. Юго-восточная часть Центральной Европы.

Таким образом, в исследуемом районе кандык представлен 2 подвидами — *E. dens-canis* L. subsp. *dens-canis* (включающим в себя *E. dens-canis* f. *niveum* Baumg. или var. *niveum* Baumg. sensu Richardson) и *E. dens-canis* L. subsp. *albiflorum* Kricsfalusy. В табл. 6 приведена сравнительная характеристика обоих подвидов кандыка. Для более углубленного их изучения перспективными могут оказаться цитогенетические исследования.

Кариология и палиноморфология

Исследование строения кариотипа некоторых видов кандыка проведено И. Д. Романовым и Т. Ф. Петровой (Петрова, 1977). В результате анализа метафазных пластинок *E. caucasicum* Woronow, *E. dens-canis* и *E. sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. обнаружены 24 хромосомы. По морфологии хромосом кариотипы первых 2 видов выглядят идентичными. Все хромосомы образуют 5 групп (B—F): B — две пары длинных акроцентрических хромосом с большим значением центромерного индекса (I^c); на коротком плече одной пары хромосом имеется вторичная перетяжка; C — три пары длинных акроцентрических хромосом с малым значением I^c; D — три пары акроцентрических хромосом среднего размера с малым I^c; E — одна пара акроцентрических хромосом среднего размера с высоким I^c; F — три пары мелких акроцентрических хромосом с высоким I^c.

Проведенные нами исследования кариотипа *E. dens-canis* из розовоцветковых популяций *I* и *III* дали аналогичные результаты. На основании обобщения литературных и собственных данных нами составлены формула кариотипа K=2n=2x=24=2 (4SM + 3SA + 5A), а также идиограмма кандыка (рис. 7).

Сравнив кариотипы 3 видов кандыка, вышеупомянутые авторы пришли к выводу, что существуют достаточные основания для того, чтобы считать

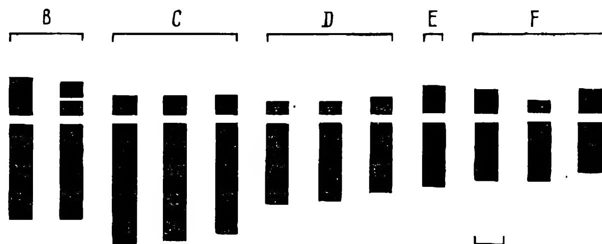


Рис. 7. Идиограмма *Erythronium dens-canis*.
Масштабная линейка — 10 мкм.

E. sibiricum самостоятельным таксоном, а выделение *E. caucasicum* из *E. dens-canis* не вполне обосновано. Изучив в Гербарии Института ботаники АН Грузии (TBI) образцы *E. caucasicum* из Краснодарского края России (из 2 пунктов) и Грузии (из 5 пунктов), мы пришли к выводу об их морфологическом сходстве с *E. dens-canis*. В то же время при наблюдениях на коллекционном участке за особями *E. sibiricum* выявлено их четкое морфологическое отличие от *E. dens-canis*.

Результаты исследования поверхности пыльцевых зерен *E. dens-canis* (оба подвида) и *E. caucasicum* показали, что их пыльца дистально-1-бороздная, лодочковидная, широкоэллиптическая, крупная (рис. 8, вкл). Борозда доходит до краев пыльцевого зерна, имеет крышечку с оперкулумом. Как видно из табл. 6, изученные подвиды различаются между собой по размерам пыльцы, средние значения которых не перекрываются, хотя в целом и попадают в диапазон значений, приводимых для кандыка В. Н. Косенко (1991). Согласно данным упомянутого автора, размеры пыльцевых зерен *E. dens-canis* и *E. caucasicum* также различаются, однако их средние значения перекрываются. Поверхность экзины сетчато-переплетенно-струйчатая. Стенки ячей дробные, извилистые, у *E. dens-canis* — 1-рядные, у *E. caucasicum* — 2-рядные.

По большему числу палиноморфологических признаков *E. dens-canis* и *E. caucasicum* очень сходны. Вместе с тем *E. sibiricum*, по данным M. Takahashi (1987) и В. Н. Косенко (1992), значительно отличается по этим характеристикам от 2 предыдущих видов. Судя по всему, для выделения *E. caucasicum* в качестве самостоятельного вида из *E. dens-canis* нет достаточных оснований. Окончательный вывод о таксономическом ранге *E. caucasicum* можно дать только после комплексных исследований вида на популяционном уровне.

Вопросы охраны и перспективы использования

С целью сохранения генофонда кандыка следует повысить его природоохранный статус и занести во 2-е издание «Червоної книги України». В предгорных и нижнегорных районах, наиболее сильно испытывающих антропогенное влияние, необходимо обеспечить абсолютную охрану его местопроизрастаний, создать сеть природоохранных территорий различного ранга и организовать популяционный мониторинг. На основе коллекции, заложенной в Ботаническом саду Ужгородского университета, которая включает в себя интродукционный материал из всех изученных популяций, целесообразно создать генетический банк путем криоконсервации семян.

Следует отметить, что в связи с декоративными особенностями кандыка все его популяции представляют значительный интерес для интродукции и селекционной работы. Раннее цветение, крупные, ярко окрашенные цветки розового и белого цвета делают растение одним из наиболее перспективных для озеленения.

В будущем кандык может оказаться и ценным сырьем для фармацевтической промышленности. Биохимический анализ близкого вида — *E. sibiricum*, рассматривавшегося ранее как *E. dens-canis* var. *sibiricum*, показал наличие в его луковицах флавонолов, антоцианов, фенольных кислот, агликонов и не менее 6 гликозидов (Астанкович, Минаева, 1976).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астанкович Л. И., Минаева В. Г. К изучению флавоноидов кандыка сибирского (*Erythronium sibiricum* (Fisch et Mey.) Kryl.) // Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Новосибирск, 1976. С. 168—171.

Вайнагій І. В. Про поширення еритронію собачого зуба (*Erythronium dens-canis* L.) на Україні // Укр. бот. журн. 1964. Т. 21. № 1. С. 99—101.

Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826—831.

Диклич Н. Erythronium L. // Флора СР Сербие. Београд, 1975. Т. 7. С. 537—538.

Комар Г. А. Liliaceae // Сравнительная анатомия семян. Однодольные. Л., 1985. Т. 1. С. 71—76.

Комендар В. І., Грицак М. А., Неймет І. І., Стойка І. В. Про поширення та біологічні особливості *Erythronium dens-canis* L. у Закарпатті // Укр. бот. журн. 1976. Т. 33. № 2. С. 129—131.

Косенко В. Н. Палиноморфология семейства *Liliaceae* s. str. // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1696—1702.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы и вопросы систематики семейства *Liliaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 1—15.

Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. 2-е изд. М., 1984. 480 с.

Крічфалушій В. В., Мигаль А. В. Хорологічні та еколого-фітоценотичні особливості ефемероїдних геофітів Українських Карпат // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50. № 6. С. 13—22.

Лакин Г. Ф. Биометрия. 7-е изд. М., 1990. 352 с.

Малиновський К. А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. Київ, 1980. 280 с.

Маргиттай А. Взносы к флоре Подкарпатской Руси // Квартальник IV секции. Мукачево, 1923. Ч. 1. С. 8—99.

Международный кодекс ботанической номенклатуры. Л., 1974. 272 с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1988. 270 с.

Петрова Т. Ф. Цитоэмбриология лилейных. Подсемейство *Liliaceae*. М., 1977. 214 с.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для цели фитоценологии // Проблемы ботаники. М.—Л., 1950а. Вып. 1. С. 465—483.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950б. Вып. 6. С. 7—204.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 264 с.

Руднева Е. Н. Почвенный покров Закарпатской области. М., 1960. 229 с.

Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987. 207 с.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. (Основные понятия и структура). М., 1976. С. 14—43.

Фодор С. С. Флора Закарпаття. Львів, 1974. 207 с.

Червона книга Української РСР / Під ред. К. М. Ситника. Київ, 1980. 504 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Чопик В. И. Редкие и исчезающие растения Украины. Киев, 1978. 216 с.

Чопик В. И., Аврорин Н. А. Erythronium L. // Декоративные травянистые растения для открытого грунта. Л., 1977. Т. 2. С. 83—89.

Ascherson P., Graebner P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd 3. Leipzig, 1906. 934 S.

Baumgarten J. H. G. Enumeratio stirpium magno Transsilvaniae. T. 1. Vindebonae, 1816. 427 S.

Boscain N., Purdela L. Evaluarea stadiulni actual al protectiei florei Romaniei // Ocrot. natur. simed. inconj. 1989. T. 33. N 1. S. 49—52.

Buia A., Paun M. Plante noi si rare din Oltenia // Contr. Bot. Univ. Cluj. 1960. S. 141—147.

Haydúk J., Urvichiarová E. Výsledky výskumu početnosti a dislokácie rastlin *Erythronium dens-canis* L. na trvalých výskumných plochach v Slovenskom Krase // Zbornik Východoslovenskeho múzea v Košiciach. Prirodne vedy. 1987. T. 28. S. 79—90.

Hayek A. Prodromus Florae peninsulae Balcanicae. Bd 3. Berlin, 1933. 472 S.

Irmisch Th. Zur Morphologie der monokotylischen Knollen und Zwiebelgewächse. Berlin, 1850. 286 S.

Irmisch Th. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. 1. *Fritillaria montana* Hoppe, *F. imperialis* L. und *Lilium martagon* L. 2. *Erythronium dens-canis* L. 3. Methonica // Abh. Natur. Ges. Halle. 1863. Bd 7. S. 175—227.

Kricsfalusý V., Komendar V., Mezö-Kricsfalusy G. et al. Studies of the reproductive biology of ephemeroides in the basin of the Tissa river (Transcarpathia) // Tiscia (Szeged). 1987. Vol. 22. P. 61—73.

Maglocký S. Zoznam vyhynutych, endemickych a ohroženych taxonov vyšších rastlin flory Slovenska // Biologia (Bratislava). 1983. T. 38. N 9. S. 825—852.

Maly K. Beiträge zur Kenntnis der Flora Bosniens und der Herzegowina // Verh. Zeit. Bot. Ges. 1904. Bd 54. S. 165—309.

Pivničková M., Pecina D. Přispěvek k autekologii kandiku psiho zubu (*Erythronium dens-canis* L.) ve Statni prirodni reservaci Mednik // Ochrana prirody. 1980. N 1. S. 207—229.

Richardson J. B. K. Erythronium L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 28.

Schur F. Enumeratio plantarum Transsilvaniae. Vindobonae, 1866. 984 S.

Soó R. A magyar flora és vegetácio rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. 5. Budapest, 1973. 724 L.

Speta F. Zwiebeln-verstechte Vielfalt in einfacher Form // Linzer Biol. Beitr. 1984. Bd 16. N 1. S. 3—44.

Takahashi M. Pollen morphology in the genus *Erythronium* (*Liliaceae*) and its systematic implications // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. N 8. P. 1254—1262.

Velenovský I. Vergkeichende Morphologie der Pflanzen. Bd 2. Prag, 1907. 731 S.

Vörös könyv. A Magyarórszágon kipusztult és veszélyesztetett növény és állatfajók. Budapest, 1990. 360 L.

Zahariadi C. Erythronium L. // Flora Republicii Socialiste Rominia. Bucuresti, 1966. T. 11. S. 304—305.

Ужгородский государственный университет
Украина

Получено 27 VII 1993

SUMMARY

As a result of the complex bioecological studies of *Erythronium dens-canis* in the East Carpathians, the present day area of the species, its dynamic features have been defined, ecological and coenotic arrangement has been determined; life cycles (morphogenesis, ontogenesis) and seasonal rhythm of development, age and space structure, as well as density and phytomass of the populations, the most important aspects of reproduction biology (seed and vegetative reprodutcion), intraspecific variability have been studied. The optimal conditions of *E. dens-canis* existence and the plant resistence to the affect of the unfavourable factors were defined. Intraspecific taxonomic structure of *E. dens-canis* has been established, and a new subspecies (*E. dens-canis* L. subsp. *albiflorum* Kricsfalusy) has been described for the first time. Measures for conservation and management of the intraspecific diversity of *E. dens-canis* are suggested.

УДК 581.526.53

Е. И. Рачковская

О ПУСТЫННОМ ТИПЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

E. I. RACHKOVSKAYA. ON THE DESERT VEGETATION TYPE

Рассмотрены различные подходы при классификации пустынного типа растительности — физиономический, морфолого-экологический, экологический, флорогенетический. Предложено использовать различные признаки классифицируемого объекта — фитоценоза (строение, экологию, ареал и происхождение) на разных уровнях субординационной классификации (таксономических рангах). Пустынный тип растительности в понимании автора — это совокупность растительных сообществ с доминированием и преимущественным участием мезо- и микротермных гиперксерофилов, относящихся к различным жизненным формам (полукустарничкам, кустарничкам и травянистым растениям).

В отечественной литературе в определении пустынного типа растительности и принципах классификации намечается несколько направлений.

а) Определения понятия типа растительности с позиций физиономической (Шенников, 1938) и в основном морфолого-экологической (Лавренко, 1940) школ. Последний подход доминирует в работах многих геоботаников (Родин, 1958; Курочкина, 1966, и др.). При этом в качестве самостоятельных типов растительности выделяются полукустарничковый, полукустарниковый, кустарниковый, однолетниковый и др. Сообщества названных типов растительности соседствуют друг с другом, образуя комплексы, динамические серии ценозов в автоморфных условиях пустынной области. Они имеют общие ярусы и синузии, сходный флористический состав, различаются только формальной принадлежностью доминантов ценозов к разным жизненным формам.

б) Экологическая трактовка типа растительности, выдвинутая узбекскими ботаниками (Коровин, 1961; Растительный покров Узбекистана, 1974; Закиров, Закиров, 1978). Авторами выделяются следующие основные типы растительности: Gypsophyta, Psammophyta, Galophyta и др. Согласно данной концепции, проведена первая полная инвентаризация растительного покрова территории Узбекистана.

В принципе экологический подход к классификации растительности возможен и необходим, но для этого требуется, с одной стороны, строго соблюдать логику деления понятий (корректность классификации), а с другой — совершенствовать наши знания об экологии видов.

Видимо, не всегда правомочно выделять типы растительного покрова (т. е. синтаксоны одного ранга) по разным признакам (отношению к механическому составу — Psammophyta, засолению — Galophyta). При этом возникает естественный вопрос: куда надо относить, например, формации с доминированием *Haloxylon aphyllum*,[1] *Nitraria schoberi*, если эти виды являются галофилами и псаммофилами одновременно?

Экология большей части пустынных ценозообразователей достаточно широка, и необходимо рассматривать экологию видов в очень большом географиче-

[1] Номенклатура таксонов приведена по сводке С. К. Черепанова (1981).

ском ареале в пределах пустынной Азиатской области в целом, а не в границах сравнительно небольшого региона (Кызылкум, Устюрт), что было отмечено уже Р. В. Камелиным (1979). С нашей точки зрения, именно экологически недостаточно обосновано выделение, например, особого типа гипсофитной растительности.

В числе видов-гипсофилов названы *Salsola arbusculiformis*, *Anabasis salsa*, *Nanophyton erinaceum*, *Artemisia terrae-albae* и др. Все они не являются только «гипсофитами». Например, *Salsola arbusculiformis* — по своей экологии прежде всего вид-петрофил. Он приурочен к породам, образующим элювий как кислого, так и основного состава, реже или почти не встречается на засоленных породах. Широкое распространение боялыч получил и на суглинисто-щебнистых серо-бурых и бурых почвах равнин Прибалхашья, Карсакпая и Бетпак-Далы. В этих местностях в почвах не выражен гипсовый горизонт (имеется в виду наличие кристаллического гипса). Перечень подобных примеров можно было бы продолжить.

Виды, относимые узбекскими ботаниками к гипсофитам, — по существу пустынные растения, способные произрастать в автоморфных условиях и выдерживать достаточное, преимущественно хлоридно-сульфатное, реже сульфатно-хлоридное засоление, т. е. они являются одной из разновидностей галофитов. В то же время к галофитному типу растительности отнесены только доминанты формаций, выдерживающие большую степень засоления, главным образом хлоридного, т. е. гипергалофиты.

Более полно принципы экологической классификации растительности изложены в работе К. З. Закирова и П. К. Закирова (1978). Пустынная растительность входит в климатип термоэуксерофитов, который разделен далее на эдафотипы. Заметим, что далеко не все пустыни Сахаро-Гобийской пустынной области могут быть отнесены к этому климатипу.

Несомненно, что подходы узбекских ботаников положительно сказались на оценке экологических условий существования растительности. Эти подходы (выделение климатипов) широко используются при построении легенд геоботанических карт аридных областей (Рачковская и др., 1988).

В настоящее время при выделении эдафотипов геоботаники часто широко пользуются данными о механическом составе и степени засоленности почв. Однако в дальнейшем следует увязать распространение синтаксонов с классификацией режимов местообитаний (водного, солевого, теплового).

в) Определение пустынного типа растительности как совокупности сообществ, распространенных на территориях с экстрааридными гидротермическими режимами (Благовещенский, 1949, 1968; Коровин, 1962; Станюкович, Шукуров, 1969). Многие знатоки пустынных регионов считают, что по признакам самого растительного покрова дать определение пустынного типа растительности нельзя. Такой подход обусловлен протестом против узкого экобиоморфологического понимания типа растительности. Сторонники этого направления убедительно показали, что в пустынной обстановке могут господствовать растения самых различных экобиоморф и формы приспособления видов к крайним условиям среды могут быть весьма разнообразными как в эколого-физиологическом, так и в биолого-морфологическом аспектах.

г) Определение типа растительности с учетом ее генезиса. Так выполнена классификация П. Н. Овчинникова (1947, 1948, 1957). Согласно концепции автора, тип растительности выделяется как совокупность растительных формаций, эдификаторы которых прошли общую адаптивную эволюцию под влиянием определенных длительно существующих физико-географических условий. В настоящее время идеи Овчинникова для классификации растительного покрова пустынь Турана, Монголии и гор Средней Азии развивает Камелин (1973, 1979, 1987, 1988). Так, согласно работе Камелина (1979), растительность пустынь Казахстана и Средней Азии относится к следующим типам: туранским полуку-

старничковым пустыням, фриганоидам, туранскому псаммофитону, галофитону, псаммосаванне и типу растительности пестроцветов. Для пустынь Монголии Камелиным (1987) выделено 5 флороценотипов растительности: турано-джунгарские полукустарничковые пустыни, центральноазиатские полукустарниково-кустарниковые степи, туранский псаммофитон, галофитон, центральноазиатские гаммады.

Считая важным группирование эдификаторов по флороценотипам, мы тем не менее полагаем, что понятие «флороценотип» надо использовать не для выделения самостоятельных множественных типов растительности, а как таксономическую единицу более низкого ранга. В противном случае, так же как и при выделении типа растительности по экобиоморфам, мы вынуждены будем широко распространенные, сходные по составу и строению сообщества пустынь относить к разным типам растительности. Например, формация с доминированием боялыча *Salsola arbusculiformis* относится к типу фриганоидов, группе семиаридных типов, а формация с доминированием белоземельной полыни *Artemisia terrae-albae* — к типу туранской полукустарничковой пустыни, группе крайнеаридных типов. При этом соседствующие сообщества белоземельнополынно-боялычевые и боялычево-белоземельнополынные, имеющие до 80 % сходства в видовом составе, надо будет относить к разным группам типов. Разрабатываемые Камелиным подходы группирования видов по генезису, несомненно, очень полезны. Возражение вызывают только ранг выделяемых объединений и некоторые, с нашей точки зрения, неоправданные совмещения набора доминант в одном флороценотипе.

Как видно из вышеизложенного, в вопросах классификации сообществ в отечественной геоботанике нет единства. Это обусловлено отчасти объективными причинами — «многомерностью», сложностью объекта и еще недостаточной его изученностью. В зависимости от целей исследования можно создать несколько классификаций — биоморфологическую, экологическую и генетическую (Сочава, 1944, 1945, 1946). В каждой из них будет подчеркнута и, возможно, гипертрофирована одна из черт растительного покрова. В настоящее время на повестку дня выдвинута задача построения единой субординационной естественной классификации растительности (Василевич, 1983).

Мы считаем, что различные признаки классифицируемого объекта — фитоценоза (строение, экология, география и происхождение) могут быть использованы на разных уровнях — таксономических рангах.

Мы придерживаемся широкой трактовки понятия «тип растительности» в объеме, принятом В. Б. Сочавой, а именно: «Каждый тип растительности характеризуется определенным набором биоморф, при этом выделяются характерные для типа растительности жизненные формы» (Сочава, 1957 : 44). Сочава (1964 : 12) также отмечал, что «типу растительности присущи определенный круг эколого-географических связей и своя структурно-динамическая система в виде экологических и неогенетических (сукцессионных) рядов. Сообщества, ярусы и ценозы в рамках типа растительности тесно связаны друг с другом. Эта связь проявляется в смене во времени (спонтанно и под влиянием человека) одного типа сообщества другим (лесного — кустарниковым, лугового — болотным и др.), в явлениях инкумбации ярусов, смежного развития синузий, развития одних и тех же очень близких по структуре синузий в различных ассоциациях и формациях, в наличии специфических для типа растительности предоминантных видов и в других подобных явлениях». Сочавой (1972) в планетарном масштабе выделены 3 пустынных типа растительности — северный внетропический, тропический и южный внетропический. Казахстанские и гобийские пустыни отнесены к северному внетропическому пустынному типу растительности. Мы полагаем, что такую единицу, как тип растительности, надо понимать достаточно широко с позиции планетарного уровня и поэтому не следует увлекаться дробным выделением типов.

Пустынный тип растительности (в нашем понимании) объединяет совокупность формаций, в которых доминируют виды-эремофилы (мезо- и микротермные гиперксерофилы и ксерофилы, преимущественно галофиты), относящиеся к различным жизненным формам (главным образом полукустарничкам и кустарничкам, а также травянистым много- и однолетникам) (Рачковская, 1989).

Следует еще раз обсудить вопрос о целесообразности выделения типов растительности по господствующей биоморфе (полукустарничковой, кустарничковой и т. д.). Например, представители полукустарничковой жизненной формы достаточно многочисленны и активны в степной зоне (*Artemisia frigida*, *Onosma simplicissima* и др.). В Гоби при ограниченном наборе видов в пустынной зоне (Рачковская, 1989) особенно четко видно, насколько неправомерно выделять типы растительности по ведущей жизненной форме. Нами описаны сообщества с господством *Anabasis brevifolia* (полукустарничек) и *Potaninia mongolica* (кустарничек), имеющие 80 % общих видов (Евстифеев, Рачковская, 1976).

Главное, что следует учитывать при классификации, это — экология основных компонентов фитоценоза и экология доминанта. Основная тенденция отбора видов-эремофилов в пустынях — способность к существованию и воспроизводству себе подобных в суровых аридных гидротермических условиях, а последнее реализуется в различных экобиоморфах, что неоднократно подчеркивал Л. Е. Родин (1958).

Рассмотрим положения, которые утверждают нас в необходимости выделения единого пустынного типа растительности. Как показывает анализ флоры (Камелин, 1979, 1987), основные ценозообразователи пустынь имеют различный генезис по времени образования и связи с «предковыми» типами растительности, предшествовавшими пустынному (саванны, кустарниковые заросли, степи). Кроме того, многие современные доминанты пустынных ценозов первоначально были связаны с различными местообитаниями (растительность скал, литорали). Таким образом, победителями в борьбе за существование в экстремальных условиях аридной зоны стали виды различных жизненных форм, неодинаковые по генезису. Однако всех их объединяет адаптированность к широкому спектру напряженности природных факторов. Стратегия адаптации едина — регулирование водного обмена и его стабилизация, сложный метаболизм, высокая устойчивость физиологических процессов, а также биоморфологические и анатомические особенности (Пустыни..., 1988). В результате формируется особая жизненная форма растения-эремофила (Ильин, 1950), что и следует считать определяющим при выделении единого пустынного типа растительности. Такой подход также можно рассматривать как выделение типа растительности по господствующей жизненной форме. Вероятно, в условиях, не экстремальных для существования растительности (бореальная, степная зона), можно говорить об единой жизненной форме с биоморфологических позиций, а для крайне жестких условий (тундры, пустыни) следует искать общность, объединяющую виды-ценозообразователи, в эколого-физиологических показателях. В работах Н. И. Бобровской (1985, 1988) по водному режиму растений Монголии показаны существенные различия в адаптированности степных и пустынных видов к условиям существования. В условиях засухи у степных растений реальный водный дефицит приближается к сублетальному (в том числе и у полукустарничков — полыни холодной). Пустынные растения более засухоустойчивы, и у них велика разница между реальным дефицитом и сублетальным. Можно согласиться и с определением Е. П. Коровина: пустыни — это область проявления наивысшего ксероморфизма у растений. Необходимо подчеркнуть, что при узком понимании пустынного типа растительности входящие в этот тип синтаксоны будут иметь сходный набор синузий и ярусов, а в некоторых случаях — и близкий флористический состав. Так, например, синузия полыни белоземельной может быть в сообществах саксаульников (доминант имеет жизненную форму полудерева) и в боялычниках (доминант — полукустарничек). Во многих

сообществах, относимых к разным типам растительности, выражена синузия мятлика луковичного.

Один из показателей единства пустынного типа растительности — природные сукцессионные ряды. Так, в пределах одной конассоциации по вершинам и склонам барханов (Комплексная характеристика..., 1990) происходит смена 6 узкопонимаемых типов растительности. При этом сообщества, относимые к разным типам, имеют сходный флористический состав и близкие экотопы. Вряд ли следует также относить к разным типам растительности сообщества, которые в результате антропогенных смен имеют единую синантропную заключительную стадию. Единство структурно-динамической системы при воздействии природных и антропогенных факторов, по нашему мнению, возможно только в пределах одного типа растительности.

Пустынный тип растительности подразделяется нами на фратрии, или классы формаций. В созданной нами схеме классификации это синонимы. В отличие от Сочавы, разделяющего пустыни Казахстана, Средней и Центральной Азии на прикаспийскую, ирано-туранскую и центральноазиатскую фратрии формаций, мы (Рачковская, 1986) выделяли северотуранско-джунгарскую (включающую в себя прикаспийскую), ирано-южнотуранскую и центральноазиатскую (гобийскую) фратрии формаций.

Фратрии обычно имеют географическое название, что и наводит многих исследователей на мысль о том, что это территориальная, хорологическая единица. Е. М. Лавренко (1959) и Р. В. Камелин (1987) считают фратрию особой региональной хорологической единицей, а не единицей классификации фитоценозов.

В последней своей работе сам автор термина «фратрия» Сочава (1979) подчеркивал, что фратрия является единицей классификации фитоценомеров, а не фитоценохоров! Мы выделяем классы формаций (или фратрии) по господству как в доминантном, так и ассектаторном составе формаций видов, имеющих определенную географическую ориентацию — тип ареала (например, преимущественно северотуранских видов для северотуранской фратрии формаций). Как уже отмечалось нами ранее, по набору геоэлементов прекрасно диагностируются в пределах пустынь определенные экологические условия существования (степень аридности и континентальности территории) (Рачковская, 1989).

С этих позиций мы несколько уточняем разделение пустынной растительности Азии на классы формаций (фратрии) и выделяем северотуранский, гобийский, южнотуранский и самостоятельный джунгарский классы формаций.

Классы формаций мы предлагаем подразделять на группы формаций. В группы формаций объединены формации со сходным составом экологических групп видов и доминирующих экобиоморф, обусловленным общностью их происхождения. При выделении групп формаций мы в известной мере использовали подходы Овчинникова (1947) — понятие флороценотипа, при установлении которого он учитывал общность адаптивной эволюции доминантного комплекса под влиянием определенных длительно существующих физико-географических условий. Однако степень общности условий, при которых происходит становление доминантного комплекса и сопутствующих ему видов, может трактоваться по-разному. Нами при оценке условий становления доминантного комплекса видов учитываются общность климатической обстановки, сходство почвенно-грунтовых условий и предполагаемые «предковые» праценозы (тугаи, шибляки, саванны, прапустынные типы и т. д.). Северотуранский класс формаций разделен нами на 14 групп формаций. В их числе в качестве примера можно назвать: галофитномноголетнесолянковую группу формаций (основные доминанты *Anabasis salsa*, *A. aphylla*, *Atriplex cana*, *Salsola orientalis*); петрофитномноголетнесолянковую (*Salsola arbusculiformis*, *Nanophyton erinaceum*, *Anabasis truncata*); псаммофитнополынную (*Artemisia santolina*, *A. albicerata*, *A. songarica*, *Mausolea eriocarpa*). Гобийский класс формаций подразделен на

8 групп формаций: в их числе петрофитнокустарниковая (*Ephedra przewalskyi*, *Zygophyllum xanthoxylon*, *Z. kashgaricum*), а также петрофитномноголетнесолянковая с другим доминантным набором видов (*Salsola laricifolia*, *Sympegma regelii*, *Anabasis brevifolia*). Группы формаций подразделяются на формации по господству доминантного вида (Исаченко, Рачковская, 1961; Лавренко, 1982). Большинство сообществ туранских пустынь являются монодоминантными. Преобладание того или иного вида всегда достаточно четко диагностирует условия местообитания (Лавренко, 1957; Евстифеев, Рачковская, 1976).

Бо́льшая часть формаций экологически и географически четко локализована. Исключение составляют, например, саксауловая, терескеновая (*Ceratoides papposa*) и др. Мы предлагаем при широкой экологической амплитуде видов в зависимости от экологических групп видов, насыщающих сообщества, выделять самостоятельные формации, например петрофитно-терескеновую, псаммофитно-терескеновую.

При широком географическом диапазоне формации следует устанавливать субформации с учетом географических групп видов, входящих в сообщества. Например, можно выделить 3 субформации с доминированием *Haloxylon ammodendron* — гобийскую, джунгарскую, северотуранскую.

Внутриформационные единицы (группы ассоциаций) выделены нами по тем же критериям, что и для степного типа растительности (Исаченко, Рачковская, 1961). Группы ассоциаций различаются по содоминантным видам, обычно диагностирующим изменения почвенно-грунтовых условий.

Ассоциации следует устанавливать согласно принципам, принятым в отечественной геоботанической школе (Александрова, 1969).

Рассмотрим, чем отличается пустынный тип от типов, соседствующих с ним в пространстве пустынной зоны и на контакте с ней. Степной тип характеризуется господством ксерофитных, микротермных дерновинных и корневищных злаков и разнотравья. В пустынном типе преобладают гиперксерофилы и преимущественно разнообразные мелкодревесные формы (полукустарнички, полукустарники, кустарники, полудеревья). Ценозы с доминированием таких ковылей, как *Stipa caspia*, *S. hohenackerana*, мы рассматриваем как пустынные. С нашей точки зрения, эти ковыли других экологии и генезиса: по водному режиму — гиперксерофилы, а по температурному оптимуму — мезотермные виды.

Тип саванноидов (Ладыгина, Литвинова, 1990) характеризуется преобладанием эфемероидных и гемиэфемероидных злаков и трав в травяном ярусе и мезоксерофитных кустарников — в верхнем ярусе, если последний представлен.

Луговой и тугайный типы растительности в пределах пустынной зоны связаны с дополнительно увлажняемыми местообитаниями. Доминантные виды относятся к мезофилам и ксеромезофилам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., 1969. 273 с.

Благовещенский Э. Н. Кустарниковые пустыни Азии // Тр. II Всесоюз. геогр. съезда. Л., 1949. Т. 3. С. 101—103.

Благовещенский Э. Н. О пустынном типе растительности // Проблемы освоения пустынь. Ашхабад, 1968. № 5. С. 14—25.

Бобровская Н. И. Водный режим деревьев и кустарников пустынь. Л., 1985. 96 с.

Бобровская Н. И. Особенности водного режима доминантов // Пустыни Заалтайской Гоби. Л., 1988. С. 107—135.

Василевич В. И. О проекте многотомного издания «Растительность СССР» // Бот. журн. 1983. Т. 63. № 3. С. 281—286.

Евстифеев Ю. Г., Рачковская Е. И. К вопросу о взаимосвязи почвенного и растительного покровов в южной части МНР // Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной Республики. Л., 1976. С. 125—143.

Закиров К. З., Закиров П. К. Опыт типологии растительности Земного шара на примере Средней Азии. Ташкент, 1978. 55 с.

Ильин М. М. Природа пустынного растения (эремофита) в свете растениеводческого освоения пустынь // Пустыни СССР и их освоение. М.—Л., 1950. С. 56—76.

Исаченко Т. И., Рачковская Е. И. Основные зональные типы степей Северного Казахстана // Тр. БИН АН СССР. Сер. III. Геоботаника. 1961. Вып. 13. С. 3—196.

Камелин Р. В. Флористический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 354 с.

Камелин Р. В. Кухистанский округ горной Средней Азии. Л., 1979. 116 с. (Комаровские чтения. Вып. 31).

Камелин Р. В. Флороценотипы растительности Монгольской Народной Республики // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1580—1594.

Камелин Р. В. К истории пустынного комплекса видов флоры Центральной Азии // Пустыни Заалтайской Гоби. Л., 1988. С. 6—15.

Комплексная характеристика пастбищ пустынной зоны Казахстана. Алма-Ата, 1990. 223 с.

Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. 2-е изд. Ташкент, 1961. Кн. I. 452 с.; 1962. Кн. II. 547 с.

Курочкина Л. Я. Растительность песчаных пустынь Казахстана // Растительный покров Казахстана. 1966. Т. 1. С. 191—591.

Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР. М.—Л., 1940. Т. 2. С. 1—265.

Лавренко Е. М. Растительность гобийских пустынь МНР и ее связь с современными геологическими процессами // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 9. С. 1361—1382.

Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. М.—Л., 1959. 154 с. (Полевая геоботаника. Т. 1).

Лавренко Е. М. Растительные сообщества и их классификация // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 5. С. 572—580.

Ладыгина Г. М., Литвинова Н. П. Обзорное картографирование растительности гор Средней Азии // Геоботаническое картографирование 1990. Л., 1990. С. 3—38.

Овчинников П. Н. О принципах классификации растительности // Сообщ. Тадж. филиала АН СССР. 1947. Вып. 2. С. 18—23.

Овчинников П. Н. О типологическом расчленении травянистой растительности Таджикистана // Сообщ. Тадж. филиала АН СССР. 1948. Вып. 10. С. 27—30.

Овчинников П. Н. О некоторых направлениях в классификации растительности Средней Азии // Изв. Отд. естеств. наук АН ТаджССР. 1957. Вып. 18. С. 49—65.

Пустыни Заалтайской Гоби. Л., 1988. 215 с.

Растительный покров Узбекистана. Т. 2. Ташкент, 1974. 297 с.

Рачковская Е. И. Классификация пустынной растительности // Пустыни Заалтайской Гоби. М., 1986. С. 96—106.

Рачковская Е. И. Растительность гобийских пустынь МНР (география и классификация): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1989. 41 с.

Рачковская Е. И., Сафронова И. Н., Калибернова Н. М. и др. Отражение структуры и динамики растительного покрова на карте пустынных территорий Казахстана и Средней Азии // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. 8 съезда ВБО. Алма-Ата, 1988. С. 244.

Родин Л. Е. Классификация растительности пустынь Средней Азии // Бот. журн. 1958. Т. 41. № 1. С. 3—11.

Сочава В. Б. Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций // Сов. ботаника. 1944. Т. 12. № 1. С. 3—18.

Сочава В. Б. Фратрии растительных формаций СССР и их филоценогения // ДАН СССР. 1945. Т. 47. Вып. 1. С. 60—64.

Сочава В. Б. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.—Л., 1946. Т. 2. С. 283—320.

Сочава В. Б. Пути построения единой системы растительного покрова // Тез. докл. Делегатск. съезда ВБО. Л.; 1957. С. 5—12.

Сочава В. Б. Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли // Современные проблемы географии. М., 1964. С. 167—173.

Сочава В. Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование 1972. Л., 1972. С. 3—18.

Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979. 185 с.

Станюкович К. В., Шукуров А. Ш. О понятии пустыня и пустынный тип растительности // Тр. Тадж. ин-та ботаники. 1969. Вып. 5. С. 16—27.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шенников А. П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. Т. 1. М.—Л., 1938. С. 429—647.

Институт ботаники и фитоинтродукции НАН
Республики Казахстан
Алма-Ата

Получено 6 IV 1995

SUMMARY

Some approaches to the classification of desert vegetation type (physiognomic, ecological, genetical, etc.) are considered. Different features of plant communities are used for the subordinate classification at various levels. The author regardes the desert type of vegetation in wide sense, as an aggregation of plant communities in which meso- and microthermic hyperxerophytic species belonging to vast spectrum of life-forms (semishrubs, shrubs and herbs) predominate.

УДК 581.524.3

В. С. Ипатов, Г. Г. Герасименко, Л. А. Кирикова, Ю. И. Самойлов, В. И. Трофимец

АВТОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ В СОСНЯКЕ ЛИШАЙНИКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНОМ. 1. ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА

V. S. IPATOV, G. G. GERASIMENKO, L. A. KIRIKOVA, Yu. I. SAMOYLOV, V. I. TROFIMETZ. AUTOGENIC SUCCESSIONS IN THE LICHEN-MOSS PINE FOREST. 1. THE PHYTOCOENOLOGICAL ANALYSIS OF SPECIES COMPOSITION

Анализ видового состава разных фаз автогенных сукцессий представляет собой этап монографического описания лишайниково-зеленомошных сосняков. На основе изучения экологических и биологических особенностей видов и межвидовых сопряженностей выделены группы видов разных фаз сукцессий. Приведена характеристика групп.

В ранее опубликованных работах (Ипатов, 1990; Ипатов и др., 1991; Ипатов, Герасименко, 1992) были изложены теоретические принципы и основные подходы к динамической типологии леса. Предложенную схему типа леса нельзя считать завершенной, некоторые положения и утверждения требуют дальнейших разработок и доказательств. Предстоит выполнить монографическое описание всех основных типов леса северо-запада. Монографическое описание включает в себя всестороннее изучение типа леса: важным этапом в изучении является последовательное описание всех фаз автогенных сукцессий данного типа леса. Одним из основных компонентов сообщества, изменяющихся на разных стадиях сукцессий, а часто и определяющих разные фазы, следует считать видовой состав травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов: наличие видов, их обилие, встречаемость, жизненность. Основная задача данной работы — фитоценологический анализ видового состава этих фаз. Этот анализ можно считать первым этапом в монографическом описании типа. На следующем этапе на основе полученных знаний о сложении напочвенного покрова и взаимоотношениях определенных видов предстоит классифицировать синузии напочвенного покрова, построить и описать экотопическую систему ассоциаций.

Проведенный фитоценологический анализ включает в себя разные аспекты изучения видов, и прежде всего исследование их принадлежности к определенной фазе сукцессии, их отношения к свету, увлажнению и богатству почв, встречаемости и обилия, установление сопряженности видов и выделение групп сопряженных видов. Определив принадлежность вида к той или иной фазе сукцессии, можно отнести его к группе видов конкретного состояния растительного покрова. Каждая фаза сукцессии или стадия ряда развития сообщества характеризуется определенными составом и строением травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Стадии рядов развития различаются прежде всего степенью нарушенности растительного покрова, возрастным составом и сомкнутостью древостоя (его сквозистостью). Используя предложенную ранее терминологию стадий и рядов развития, мы выделяем группы видов, характерных для разных состояний растительного покрова.

Сильные внешние воздействия приводят к разрушению (деструкции) растительного сообщества. При этом полностью или частично уничтожаются напочвенный покров и подстилка. Виды, появляющиеся на этой стадии, отнесем к деструкционной группе. Особо выделим группу видов, поселяющихся после пожара, когда напочвенный покров и подстилка сгорели, назовем их послепожарными видами. Довольно часто во вновь формирующемся напочвенном покрове появляются виды, характерные для других типов растительности. Существуют они непродолжительное время (до смыкания древостоя). Эти виды образуют инициальную группу. Для аберрационно-демутационных рядов развития, которые представляют собой ряды восстановительных стадий с изреженным древостоем, характерна аберрационная группа видов. Группа видов, по которым определяется нормальное состояние растительности, характеризует нормальный демутационный ряд — ряд, включающий в себя стадии с предельно возможной для данного экотопа плотностью древостоя. Далее мы выделяем группу видов, характерных для климаксового состояния растительности, и разделяем ее на две подгруппы: 1) виды кульминационного климакса, 2) виды разрушающегося климакса. В состоянии кульминации климакса сообщество имеет разновозрастный или условно разновозрастный предельно плотный древостой с максимально развитым напочвенным покровом. Разрушающийся климакс — это такое состояние лесного сообщества, когда верхний ярус древостоя разрушается в связи с его биологическим старением, древостой разрежен.

В качестве модельного базового объекта мы выбрали достаточно простой объект — тип леса, развитие которого идет без смены эдификаторов, — зеленомошно-лишайниковые сосняки на песчаных почвах. В этих сообществах проведены многолетние комплексные исследования экологии и динамики всех компонентов: древостоя, синузий травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, почв. Исследования проводились на восточном побережье Ладожского оз. в Олонецком р-не Карелии. Изучаемые сообщества приурочены к узкой прибрежной полосе (до 1.5 км шир. и 12 км дл.). Для этой территории характерен дюнный ландшафт, сформировавшийся под действием постоянно дующих с Ладожского оз. ветров: это система дюн из 6—8 гряд, протянувшихся с северо-запада на юго-восток. Превышения высот вершин дюн над междюнными понижениями составляют от 1 до 5 м.

Исследованы сосняки с разной степенью сомкнутости древостоя — от редких до достаточно плотных (с сомкнутостью 0.7—0.8). Древостои одновозрастные и ступенчато-разновозрастные. Максимальный возраст 120—140 лет (на первой от Ладоги облесенной дюне встречаются одиночные 200-летние сосны). Значительные площади занимают редкостойные приспевающие насаждения со вторым ярусом из сосны 30—40-летнего возраста. Довольно широко представлены молодняки разной плотности. Многие древостои неоднократно нарушались беспорядочными рубками и пожарами, сопровождавшимися полным выгоранием напочвенного покрова на больших территориях.

Мохово-лишайниковый покров образован в основном кустистыми лишайниками *Cladina arbuscula*[1] и *C. rangiferina* и зелеными мхами *Pleurozium shreberi* и *Dicranum polysetum*. Напочвенный покров может быть чисто лишайниковым либо зеленомошным, либо смешанным пятнистым. Травяно-кустарничковый ярус образован главным образом *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris* и *Festuca ovina*. В районе исследований описаны небольшие участки с механически нарушенным напочвенным покровом и удаленной подстилкой. Обследованы также горелые участки, кострища, растительный покров на формирующейся первой дюне, примыкающей к пляжу. Приведенные далее характеристики видов основываются преимущественно на материалах наших исследований в этом районе.

---

[1] Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981), работе Г. В. Железновой (1994) и «Определителю лишайников СССР» (1978).

Прежде всего отметим, что нами зарегистрирован ряд видов, не вполне соответствующих экотопу и биотопу сухих сосняков. Это случайные виды. Как правило, они единично встречаются на первой от Ладоги (наименее закрепленной) дюне, в междюнном понижении, на вырубках и не играют заметной роли в формировании среды. К ним относятся *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Artemisia campestris*, *Campanula patula*, *Polygonum aviculare*, *Silene nutans*, *Ranunculus repens*, *Rorippa hispida*. Особое место среди случайных видов занимает ель (*Picea abies*), которая встречается единично среди наиболее старых сосен и приурочена к первой дюне. Возраст ели 30—40 лет, высота в среднем 6 м, ствол сбежистый, в первый древесный ярус не входит. На участках с развитым зеленомошным покровом ее корневая система поверхностная. Поселяется ель на сгнивших пнях, существует благодаря прикрытию почвы моховым покровом, более влажным, чем лишайниковый, и лучшему питанию за счет более мощной моховой подстилки. При освоении бедных и сухих песчаных горизонтов ель погибает. На разрушенных пнях отмечено несколько плодоносящих экземпляров *Sorbus aucuparia* высотой до 2—3 м. Этот вид также не соответствует экотопу. При типологии пятен доминирования случайные виды во внимание не принимаются. Основные виды травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов изучаемых сосняков приведены в табл. 1. В ней содержатся некоторые экотопические и фитоценотические характеристики видов. Для всех видов были определены амплитуды варьирования увлажнения и богатства почв, в пределах которых эти виды встречаются. Были использованы шкалы Л. Г. Раменского с соавт. (Раменский и др., 1956). Анализируя шкалу почвенного богатства, можно отметить, что виды начальных стадий развития (деструкционной и инициальной групп) тяготеют (за редким исключением) к более богатым почвам. Сравнение амплитуд по шкале увлажнения позволяет выделить группу видов заключительных стадий (климаксовых), приуроченных к более влажным экотопам. Далее в табл. 1 приведены данные о варьировании сквозистости древостоя, в пределах которой встречается каждый конкретный вид. От сквозистости, как известно, зависит количество света под пологом леса. Амплитуда сквозистости вида является информативной характеристикой при определении принадлежности вида к конкретной группе. Приведены также данные о встречаемости видов, рассчитанные для 500 площадок размером 0.1 м^2. Большая часть видов имеет встречаемость менее 1 %. Далее отмечено обилие вида в каждой группе разных фаз сукцессий. Обилие измерялось по шкале В. С. Ипатова с соавт. (1966): господствующие виды имеют относительное покрытие выше 66 %, согосподствующие — 33—66, наполнители — 5—33, редкие — до 5 % (от общего проективного покрытия). Проективное покрытие измерялось для травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов раздельно. И наконец, в последнем столбце представлена окончательная оценка вида с точки зрения его принадлежности к той или иной группе (или нескольким группам). Эта оценка составлена на основе данных табл. 1 и результатов дополнительных исследований, которые обсуждаются в данной статье. Принадлежность некоторых видов к нескольким группам или фазам сукцессии вполне оправдана, так как невозможно провести резкую границу между разными фазами сукцессии — они плавно переходят одна в другую. Иногда фитоценотическая обстановка последующей фазы сукцессии не выходит за пределы толерантности видов предыдущей фазы. В результате популяции вида предыдущей фазы существуют, но в них отсутствует возобновление (см., например, *Arctostaphylos uva-ursi*). Нельзя, конечно, забывать, что имеются виды, в равной степени характерные для нескольких фаз (*Vaccinium vitis-idaea*). Также можно отметить, что на начальных стадиях сукцессии варьирование (в том числе и видового состава) наибольшее, последние стадии гораздо более стабильны и флористически бедны. Были выделены следующие группы видов, характерных для разных фаз автогенных сукцессий.

ТАБЛИЦА 1

Характеристики основных видов разных фаз сукцессий сухих сосняков

Виды	Медианы амплитуд*		Сквозистость, %	Встречаемость, %	Группы фаз сукцессий							Эколого-фитоценотические группы
	увлажнение	богатство почвы			И	П	Д	А	Н	Кк	Кр	
Calamagrostis epigeios	67	8	50—100	1	с	—	ед	—	—	—	—	ДИ
Festuca beckeri	50	9	70—100	<1	с	—	—	—	—	—	—	И
Hieracium umbellatum	59	10	40—100	1	р	—	ед	—	—	—	—	И
Leymus arenarius	—	—	70—100	<1	с	—	ед	—	—	—	—	И
Lathyrus maritimus	—	—	100	<1	с	—	—	—	—	—	—	И
Chamerion angustifolium	62	7	70—100	<1	ед	—	с	—	—	—	—	Д
Erigeron acris	55	11	70—100	<1	—	—	ед	—	—	—	—	Д
Hieracium pilosella	59	5	70—100	<1	—	—	ед	ед	—	—	—	Д
Pteridium aquilinum	68	7	70—100	<1	—	—	ед	—	—	—	—	Д
Rumex acetosella	54	7	65—70	<1	—	—	н	—	—	—	—	Д
Antennaria dioica	60	5	70—100	<1	—	—	ед	ед	—	—	—	ДА
Arctostaphylos uva-ursi	(53)	2	40—100	12	р	ед	р	н	ед	—	—	ИДА
Carex ericetorum	51	—	60	<1	—	—	ед	—	—	—	—	ДА
Convallaria majalis	64	9	70—100	<1	—	—	н	р	—	—	—	ДА
Dianthus deltoides	58	9	70—100	<1	—	—	ед	—	—	—	—	ДА
Festuca ovina	56	6	40—100	17	—	—	г	с—н	ед	—	—	ДА
Lerchenfeldia flexuosa	66	4	50—85	<1	—	—	р	р	—	—	—	ДА
Luzula pilosa		7	60—100	<1	—	—	ед	ед	—	—	—	ДА
Solidago virgaurea	68	7	40—100	<1	ед	—	ед	ед	—	—	—	ДА
Thymus serpyllum	67	6	55—85	1	ед	—	н	ед	—	—	—	ДА
Calluna vulgaris		2	30—100	31	ед	г	—	с	ед	—	—	ПА
Ceratodon purpureus	—	—	40—90	<1	н	н	—	—	—	—	—	ПИ
Pohlia nutans	—	—	70—100	<1	—	н	—	—	—	—	—	П
Polytrichum piliferum	56	5	40—100	<1	н	с	с	—	—	—	—	ДПИ
P. juniperinum	66	3	30—95	<1	н	с	—	—	—	—	—	ПИ
Cladonia amaurocraea, C. coccifera, C. cornuta, C. crispata, C. deformis, C. gracilis, C. pyxidata, C. verticillata	—	—	60—100	<1	—	—	р	р	—	—	—	ИА

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Медианы амплитуд*		Сквозистость, %	Встречаемость, %	Группы фаз сукцессий							Эколого-фитоценотические группы
	увлажнение	богатство почвы			И	П	Д	А	Н	Кк	Кр	
Cetraria islandica, Cladina arbuscula, C. mitis, C. rangiferina, C. stellaris, Cladonia uncialis	54	—	30—100	66	—	—	—	г	с	ед	с	АКк
Empetrum nigrum	87	2	30—80	13	ед	—	—	с	н	ед	ед	АН
Lycopodium clavatum	62	6	40—100	<1	—	—	—	ед	—	—	—	АН
Diphasiastrum complanatum	65	4	40—100	1	—	—	—	ед	—	—	—	АН
Vaccinium vitis-idaea	72	4	30—100	45	ед	—	—	с	с	н	с	АНКрКк
Melampyrum pratense	69	5	50—70	<1	—	—	—	ед	ед	—	ед	НКр
Linnaea borealis	75	6	30—60	<1	—	—	—	—	н	н	—	НКк
Maianthemum bifolium	73	6	30—60	<1	—	—	—	—	ед	г	ед	НКк
Trientalis europaea	77	6	30—60	<1	—	—	—	—	ед	ед	ед	НКкКр
Vaccinium myrtillus	79	4	40—60	3	—	—	—	ед	с	г	с	НКк
Vaccinium uliginosum	85	2	30—60	<1	—	—	—	ед	ед	ед	—	НКк
Dicranum polysetum, D. scoparium, Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi	70	—	30—95	60	—	—	—	с	г	г	г	НКкКр

Примечание. Группы фаз сукцессий: Д — деструкционная, П — послепожарная, И — инициальная, А — аберрационная, Н — нормальная, Кк — кульминации климакса, Кр — разрушающегося климакса. Виды (по обилию): г — господствующие, с — согосподствующие, н — наполнители, р — редкие, ед — единичные. *Баллы по шкалам Л. Г. Раменского.

1. Инициальные виды: *Festuca beckeri*, *Hieracium umbellatum*, *Leymus arenarius*, *Lathyrus maritimus*, *Calamagrostis epigeios*. Все они характерны для зарастания подвижного песка. В районе исследований встречаются преимущественно на первой от берега дюне, где образуют открытые группировки.

2. Послепожарные виды: *Calluna vulgaris*, *Pohlia nutans*, *Ceratidon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*. Эти виды массово развиваются вскоре после пожара (Корчагин, 1954). Поселение пионерных мхов — типичных эксплерентов-анемохоров — обеспечивается за счет их обильного спороношения и возможно при полном выгорании подстилки и растений нижних ярусов. Эти же мхи характерны для первых стадий восстановления надпочвенного покрова на вырубках, если обнажен минеральный грунт. Появление *Calluna vulgaris* происходит за счет почвенного банка семян, всхожесть которых стимулируется пожаром.

3. Деструкционные виды: *Chamerion angustifolium*, *Erigeron acris*, *Hieracium pilosella*, *Rumex acetosella*, *Pteridium aquilinum*. Они появляются после разрушения напочвенного покрова и подстилки и благодаря своей эксплерентности быстро развиваются при скоплении мертвой органики в минеральной части почвы. Однако по мере обеднения почвы и формирования лишайникового и мохового покрова эти виды оказываются в неблагоприятных условиях и элиминируются. Наиболее олиготрофные *Hieracium pilosella*, *Rumex acetosella* сохраняются некоторое время и в лишайниковом ковре при условии невысокой сомкнутости древесного полога.

4. Деструкционно-аберрационные виды: *Arctostaphylos uva-ursi*, *Festuca ovina*, *Antennaria dioica*, *Carex ericetorum*, *Convallaria majalis*, *Dianthus deltoides*, *Thymus serpyllum*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Luzula pilosa*, *Solidago virgaurea*. Они в обилии развиваются после разрушения покрова. Имея широкую амплитуду по сквозистости, успешно растут под пологом древостоя, особенно разреженного, но сохраняются и при высокой сомкнутости. *Arctostaphylos uva-ursi* активно развивается и на инициальных стадиях, когда его разрастанию, видимо, способствует постоянное присыпание побегов песком, однако, как и остальные виды группы, характерен при демутациях и сохраняется вплоть до завершающих этапов смен.

5. Инициально-аберрационные виды. К ним относятся лишь бокальчато-трубчатые лишайники (*Cladonia* sp. sp.), произрастающие в основном на разрушающейся древесине, сучьях, хвойном опаде, на незаросшей постилке, иногда — поверх отмирающего *Polytrichum piliferum*.

6. Аберрационно-климаксовые виды. Они характерны для сообществ с разреженным древостоем. К ним мы относим *Empetrum nigrum* и кустистые лишайники. Видимо, к этой группе тяготеют и плауны (*Lycopodium clavatum*, *Diphasiastrum complanatum*).

7. Нормально-климаксовые виды. Эти виды приурочены к насаждениям с плотным древостоем. К этой группе относятся *Melampyrum pratense*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, зеленые мхи. *Vaccinium vitis-idaea* характерен для трех фаз сукцессий — аберрационной, нормальной и климаксовой.

Для обоснования выделения эколого-фитоценотических групп видов, их интерпретации, оценки соотношения групп в динамических рядах, определения диагностической ценности видов при классификации пятен анализа данных, содержащихся в табл. 1, недостаточно. Важным фактором, по которому определяется экологическая обстановка под пологом леса, является сквозистость древесного полога. Со сквозистостью тесно связаны световой и термический режимы, распределение осадков под пологом древостоя (Цельникер, 1969). Можно считать, что виды, изменяющие свои постоянство и проективное покрытие вдоль градиента сквозистости, представляют диагностическую ценность. Общая картина поведения основных групп и отдельных видов в условиях разной сквози-

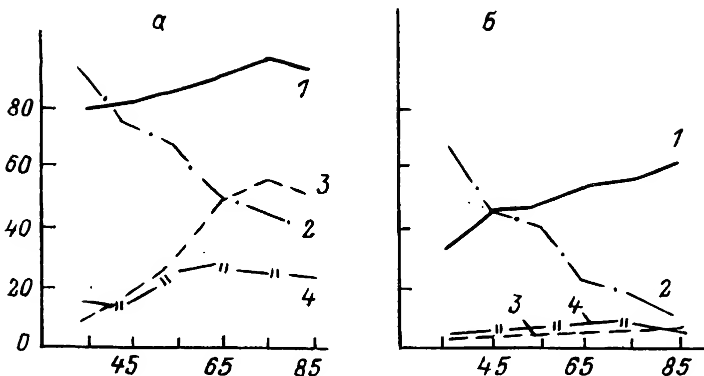


Рис. 1. Связь постоянства (*а*) и проективного покрытия (*б*) основных групп напочвенного покрова со сквозистостью древостоя.

1 — кустистые лишайники; *2* — зеленые мхи; *3* — бокальчатые кладонии; *4* — пионерные мхи. По оси абсцисс — сквозистость, %; по оси ординат — постоянство, % (*а*); проективное покрытие, % (*б*).

стости представлена на рис. 1 и 2. Для построения линий регрессии использованы данные 700 описаний напочвенного покрова на площадках размером 0.1 м^2. Сквозистость определяли на высоте 50 см, она характеризует световой поток и температурный режим на площадках указанного размера (Ипатов и др., 1979). Анализируя зависимости постоянства и обилия видов от сквозистости древостоя, можно констатировать следующее. Бокальчатые кладонии и пионерные мхи хотя и встречаются чаще при высокой сквозистости, во всем ее диапазоне они малообильны (рис. 1), поэтому не имеют диагностической ценности при выделении пятен и соответствующих им стадий сукцессии вне выгоревших и разрушенных участков. Кустистые лишайники во всем диапазоне сквозистости имеют высокую встречаемость, однако с уменьшением сквозистости их проективное покрытие существенно уменьшается. Обилие зеленых мхов, напротив, увеличивается при уменьшении сквозистости, т. е. эти синузии комплементарны. Очевидно, их диагностическая функция может быть существенной.

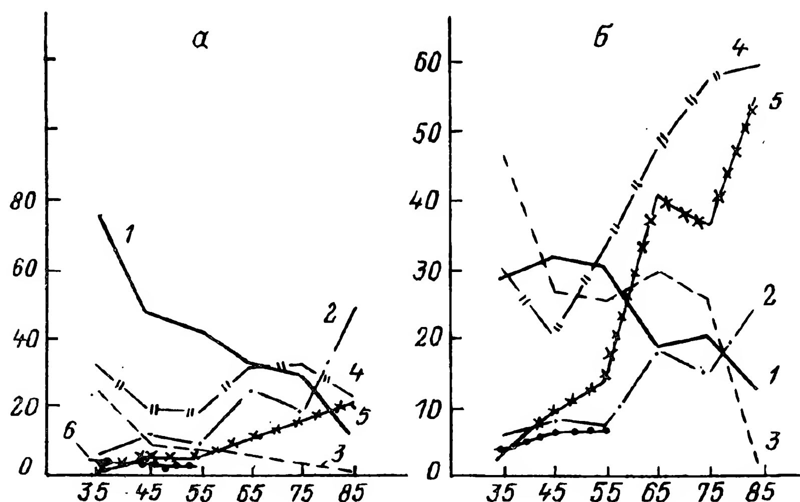


Рис. 2. Связь постоянства (*а*) и проективного покрытия (*б*) кустарничков и трав со сквозистостью древостоя.

1 — *Vaccinium vitis-idaea*; *2* — *Festuca ovina*; *3* — *Empetrum nigrum*; *4* — *Calluna vulgaris*; *5* — *Arctostaphylos uva-ursi*; *6* — *Vaccinium myrtillus*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ТАБЛИЦА 2

Изменение проективного покрытия кустарничков в зависимости от освещенности и количества осадков

Виды	Изменение проективного покрытия при освещенности				
	0.8	0.7	0.5	0.3	0.5
	I				II
Calluna vulgaris	−12	−9	−69	−98	−100
Vaccinium myrtillus	+66	+67	−43	−60	−88
Vaccinium vitis-idaea	+23	+12	+14	−45	+41

Примечание. Указано изменение проективного покрытия за 1 год в % от исходного. Освещенность приведена в долях от единицы к освещенности под пологом сосны со сквозистостью 60—70 %. I — все осадки проникают в поверхностный слой напочвенного покрова; II -- осадков не более половины от I.

На рис. 2 показана связь со сквозистостью основных видов травяно-кустарничкового яруса. У *Arctostaphylos uva-ursi* и *Festuca ovina* с увеличением сквозистости встречаемость и обилие возрастают, чем подтверждается приуроченность этих видов к аберрационным состояниям сообществ. *Calluna vulgaris* имеет довольно стабильную встречаемость во всем диапазоне сквозистости, но обилие его с увеличением сквозистости возрастает. Поэтому диагностическую ценность показателя аберрационных состояний вереск приобретает лишь при высоком проективном покрытии. Хотя встречаемость *Vaccinium vitis-idaea* и снижается при увеличении сквозистости, его обилие изменяется незначительно. По существу этот вид является характерным для всех состояний сосняков. *Empetrum nigrim* связан и с аберрационными состояниями, и в большей степени — с нормальными рядами развития. *Vaccinium myrtillus* является видом сосняков высокой сомкнутости — нормальных рядов развития и климаксовых.

Дополнительные сведения о фитоценотической специфике основных кустарничков *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* получены в результате экспериментов с ограничением светового довольствия. Под разреженным пологом сосны (сквозистость 60—70 %) проводилось затенение напочвенного покрова стеклами и полиэтиленовой пленкой с разным числом ее слоев. При этом обеспечивалось поступление осадков на почвенную поверхность. Оценивалось проективное покрытие кустарничков до опыта и через 1 год после затенения. Результаты эксперимента представлены в табл. 2. Анализируя их, можно заключить, что *Calluna vulgaris* относится к светолюбивым растениям и, бесспорно, является аберрационным видом. *Vaccinium myrtillus* — тенелюбивый вид, однако при очень сильном затенении его обилие снижается. Это действительно вид нормальных рядов развития и кульминации климакса. Можно констатировать, что *Vaccinium vitis-idaea* выносит еще более высокое затенение, чем черника, при этом его проективное покрытие увеличивается (за исключением одного случая). Интересно, что при половинном световом довольствии и двукратном снижении количества осадков проективное покрытие брусники увеличивается более резко. Это объясняется ослаблением конкуренции с черникой. Корневые системы черники и брусники находятся в одном горизонте, в основном в подстилке (Кирикова, 1970), а проективное покрытие черники в этих условиях снижается. У черники и брусники подобных отношений с вереском в жесткой форме наблюдаться не должно, поскольку корневая система вереска располагается в более глубоких слоях, в минеральных горизонтах (Кирикова, 1983).

Изучение адаптивной стратегии *Festuca ovina* и *Arctostaphylos uva-ursi* позво-

ляет получить дополнительную информацию о фитоценотической значимости этих видов. Оба вида обильно развиваются после деструкций растительного покрова и сохраняют значительное обилие после его восстановления. При полном разрушении напочвенного покрова, в частности на вырубке, снос органических остатков и семян осадками и талыми водами в понижения микрорельефа способствует массовому возобновлению овсяницы овечьей. За 2—3 года ее проростки развиваются в мощные генеративные особи, создающие огромный запас семян — порядка 200 тыс. на 1 м^2. Особи первой деструкционной волны возобновления быстро стареют и на 7—9-й год отмирают. Однако в этот период численность подроста овсяницы сохраняется на высоком уровне (70—150 шт./м^2), из них формируется популяция второй волны. По-видимому, особи этой популяции имеют большую длительность жизни (до 20 лет) и участвуют в образовании покрова на разных стадиях восстановительных смен. При изучении взаимоотношений овсяницы с кустистыми лишайниками выявлено, что в начальном периоде демутации она выступает в роли эдификатора и благоприятствует разрастанию лишайниковых латок (Самойлов, 1980). По мере развития лишайников положение изменяется: ограничиваются возможности возобновления овсяницы и снижается жизненность взрослых особей. Последнее обусловлено воздействием лишайникового ковра на форму роста: при «наползании» латок лишайников на плотнодерновинные (нормальные для этого вида) особи овсяница образует удлиненные наземные побеги, направленные в свободные от лишайников места. Формируются рыхлокустовые особи, доля участия которых тесно связана с покрытием лишайников (коэффициент корреляции $r = 0.91$) (Самойлов, Тархова, 1984). Средний вес одной генеративной особи в этих условиях в 5 раз ниже веса особи на 2—3-летней вырубке, но плотность популяции при этом меняется незначительно, за счет появления подроста в просветах лишайникового ковра возрастной спектр остается близким к нормальному. Таким образом, в ходе аберрационной демутации *Festuca ovina* устойчиво сохраняется в покрове благодаря фитоценотической патиентности. Отметим, что овсяница встречается и в нормальном ряду развития даже после формирования сплошного мохового покрова. Здесь она образует наземные побеги (15—25 см дл.), пронизывающие моховой ковер. Но плотность популяции уже низкая, возобновление практически отсутствует, генеративные особи редки. Поэтому овсяницу овечью следует отнести к деструкционно-аберрационным видам.

Arctostaphylos uva-ursi поселяется на обнаженном (первично или в результате деструкции) песчаном грунте. В этих условиях молодые особи быстро превращаются в плотные куртины, состоящие из периферийной зоны, образованной удлиненными горизонтальными побегами, и внутренней зоны, образованной короткими вертикальными побегами, густота которых достигает 20—30 на 100 см^2, а проективное покрытие — 60—78 %. На этой стадии куртины ценотически замкнуты. Если местообитание не подвергается повторной деструкции, вызывающей «омоложение» куртин, то с 12—15-летнего возраста в центре куртины появляются разреженная зона отмирания побегов и накопления опада, а позднее и 4-я зона — зона деградации, почти лишенная живых побегов. Куртины становятся кольцеобразными: от периферии к центру покрытие зеленых побегов снижается (коэффициент корреляции $r = -0.81$), а покрытие опада увеличивается ($r = 0.79$) (Самойлов, Тархова, 1989). Такие стареющие куртины имеют возраст 17—40 лет. К этому времени вокруг куртин восстанавливается напочвенный покров, обычно лишайниковый, так как при усилении затенения древостоем толокнянка деградирует раньше. Внутри куртин рост лишайников подавляется обильным листовым опадом, и только в центре (4-я зона) происходит вторичное разрастание кустистых кладин. С ослаблением средообразующего влияния толокнянки эта зона быстро расширяется, тогда как радиальному росту куртин препятствует фоновый лишайниковый ковер. В итоге покров лишайников смыкается, оставляя на поверхности узкое кольцо живых побегов толокнян-

ки. По-видимому, длительность жизни *Arctostaphylos uva-ursi* зависит от скорости и направления смен: она резко сокращается в нормальном ряду и достигает 40—60 лет в аберрационном. Таким образом, являясь инициально-деструкционным видом, толокнянка участвует в формировании живого покрова в течение всего периода аберрационной демутации.

Особый интерес представляют взаимоотношения моховых и лишайниковых синузий. Эти синузии образуют в различных сочетаниях сплошной покров и, формируя биотоп, в значительной мере влияют на развитие трав и кустарничков и в некоторой степени — на жизненность сосны. Синузии кустистых лишайников независимо от комбинации образующих их видов одинаково трансформируют среду обитания. То же относится и к зеленым мхам. Взаимодействуют синузии кустистых лишайников и зеленых мхов как единое целое. Соотношение в напочвенном покрове синузий кустистых лишайников и зеленых мхов (и их взаимодействие) регулируется древостоем, а конкретнее — сквозистостью древостоя. С уменьшением сквозистости сокращается световой поток, уменьшается количество осадков, проникающих к напочвенному покрову, снижаются экстремальные температуры (колебания температуры становятся меньше), возрастает влажность воздуха (Ипатов и др., 1979). Выше была показана комплементарность лишайниковых и моховых синузий по отношению к сквозистости.

Специальные исследования микроклимата местообитаний этих синузий показали, что в средних условиях освещенности и термического режима произрастают оба типа синузий. Но в этих условиях лишайниковые синузии приурочены к элементам мозаики среды с меньшей относительной влажностью воздуха, но более обеспеченным теплом. Резкие различия синузий наблюдаются в крайних условиях: на открытых сухих местах (особенно на вершинах дюн), в солнечную погоду интенсивно прогреваемых, произрастают только лишайники, в затененных местах с большой относительной влажностью (особенно в междюнных понижениях) — синузии зеленых мхов (Ипатов, Тархова, 1980).

Однако эксперименты позволили установить, что сильное затенение и вызванные им изменения микроклимата сами по себе не являются неблагоприятными для развития кустистых лишайников. В произведенных нами опытах в зоне затенения поваленными стволами прирост лишайников (*Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*) оказался на 13 % больше, чем на открытом месте (Ипатов, Кирикова, 1984).

В других опытах с пересадкой «ковриков» и «латок» *Cladina arbuscula* в типичные для зеленых мхов условия (сквозистость древостоя 29 %) прирост лишайников на 15 % превышал прирост в контроле. Более того, в вариантах, когда вокруг пересаженных ковриков и латок была оголённая от мха территория, синузии лишайников разрастались (Ипатов, Тархова, 1983). Такую реакцию лишайников легко объяснить тем, что их водный режим почти полностью зависит от окружающей среды, а активный рост может происходить только в период насыщения таллома влагой (Корчагин, 1960). При высокой влажности и затенении обеспечивается более длительное нахождение лишайника во влажном состоянии. Очевидно, что условия, создаваемые низкой сквозистостью, более благоприятны для лишайников, чем условия высокой сквозистости, при которой лишайники преобладают по обилию и встречаемости. Аутэкологическая амплитуда лишайников охватывает весь диапазон условий, формирующихся в сосняках и на вырубке. В тех же опытах было показано, что пересаженные латки (0.01 $м^2$) лишайника в контакте с зеленым мхом (*Pleurozium schreberi*) за 4 года прорастают мхом и полностью исчезают, а площадь лишайниковых ковриков (0.1 $м^2$) сокращается в 5 раз за счет замещения мхом. Это явление объясняется тем, что годовой прирост *Pleurozium schreberi* в 2 раза больше, чем у *Cladina arbuscula.* К тому же слоевище лишайника, находясь во влажном ковре мха, «раскисает» в нижней своей части и оседает (в моховом ковре высокая влажность сохраняется дольше, чем в лишайниковом; см.: Ипатов, Тархова, 1982).

ТАБЛИЦА 3

Мозаика напочвенного покрова при сменах моховых и лишайниковых синузий в сосняке лишайниково-зеленомошном

Изменение условий произрастания	Затенение			Осветление		
Сквозистость, %	30—50			40—80		
Возраст древостоя, лет	30—40			130		
Разрастаются	Мхи			Лишайники		
Синузии	Моховые	Лишайниковые	Диффузные	Моховые	Лишайниковые	Диффузные
Средний линейный размер синузий, см	44±8	70±18	20±6	16±4	10±2	11±1
Число наблюдений	55	44	53	411	300	228
Занимаемая площадь, %	40	44	16	50	30	20
Мощность подстилки, см	3.3±0.3	1.9±0.1	2.6±0.6	3.4±0.2	2.8±0.3	3.6±0.4

При пересадке ковриков зеленого мха в лишайниковые синузии в условия низкой сквозистости мох продолжает расти, тогда как пересадка его в лишайники, занимающие открытое место (сквозистость 90 %), приводит к гибели мха в течение одного вегетационного сезона. Лишь отдельные веточки мха с северной стороны моховой «подушки», защищенные от солнца, сохранялись живыми в течение 2 лет после пересадки. Температура поверхности мха в отдельные дни достигала 42 °С. При постоянном искусственном дождевании и температуре около 40 °С мох погибал также в 1-й год. Очевидно, что в условиях исследований экологическая амплитуда у зеленых мхов у́же, чем у кустистых лишайников: микроклимат, создающийся при большой сквозистости, находится за пределами толерантности зеленых мхов. Тот факт, что мхи встречаются при сквозистости, близкой к сквозистости открытого места (табл. 1), объясняется наличием локально затененных мест около лежащих на земле стволов, пней, под кронами кустарничков. Благоприятное влияние локального затенения видно из следующего примера. Отношение толщины бурой (нижней, отмирающей) части мхов к толщине зеленой (фотосинтезирующей) в зоне до 10 см от поваленного ствола составляет 1, в 100 см от ствола — 2. Еще больше различаются отношения воздушно-сухой массы бурой части к зеленой: в 10 см от ствола — 2.8, в 100 см от ствола — 8.7.

Таким образом, становится понятным явление взаимозамещаемости синузий кустистых лишайников и зеленых мхов. Причиной этого следует считать микроклиматические условия, создаваемые древостоем разной сквозистости, и вытеснение (поглощение) лишайниковых синузий моховым ковром. Преимущественно аберрационными лишайники являются по «вине» мхов. При визуальных наблюдениях легко обнаружить, что смешанный зеленомошно-лишайниковый покров бывает двух типов — крупно- и мелкопятнистый (Ниценко, 1960). В первом случае чередуются значительно более крупные пятна зеленомошных и лишайниковых синузий, чем во втором (табл. 3). Как видно из табл. 3, крупнопятнистое сложение обычно характерно для молодых сосняков, где происходит замещение лишайниковых синузий зеленомошными после смыкания крон деревьев и по достижении некоторого порогового для мхов значения сквозистости. При разрушении спелого и перестойного древостоя идет процесс поселения лишайниковых латок на моховом ковре и образуются пятна небольших размеров (в частности, из-за световой мозаики).

Формирование крупнопятнистого покрова объясняется также явлением самоблагоприятствования (Ипатов, Кирикова, 1989). Интенсивная жизнедеятель-

ТАБЛИЦА 4

Матрица двусторонней сопряженности основных видов напочвенного покрова, рассчитанная по встречаемости видов на пробных площадках

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
1. Зеленые мхи	*	0.47	0.28	—	—	–0.77	–0.40	–0.31
2. *Vaccinium vitis-idaea*	0.40	*	—	—	–0.34	–0.70	–0.81	—
3. *Empetrum nigrum*	0.81	0.53	*	—	–0.75	–0.87	–0.78	–0.66
4. *Vaccinium myrtillus*	0.23	0.85	–0.77	*	–0.77	–0.85	–1.00	–0.54
5. *Calluna vulgaris*	—	–0.21	–0.84	—	*	–0.87	–0.96	—
6. *Festuca ovina*	–0.67	–0.67	–0.89	–0.91	–0.80	*	–0.50	—
7. *Arctostaphylos uva-ursi*	–0.47	–0.70	–0.75	–1.00	–0.33	–0.40	*	—
8. Лишайники	–0.49	–0.28	–0.80	–0.74	–0.74	–0.19	–0.44	*

Примечание. Здесь и в табл. 5 приведены значения коэффициентов, достоверные при уровне значимости 0.05. Зеленые мхи и лишайники учтены при проективном покрытии не менее 30 %. Цифры в столбцах соответствуют нумерации видов (или групп видов).

ность мхов и лишайников реализуется в их ростовых процессах при высокой влажности, которая в свою очередь может более длительное время поддерживаться постоянной в плотных коврах. Это положение подтверждается следующими данными. Были выбраны четко выраженные изолированные латки *Pleurozium schreberi* и *Cladina arbuscula*, по периферии которых поверхность почвы покрыта только опадом. В каждой латке отбиралось по 50 образцов в центре и на периферии. У *Pleurozium schreberi* измеряли длину стебелька, имеющего 10 боковых веточек, а также длину 5 боковых веточек, начиная с верхней. Выяснилось, что боковые веточки на 16 % длиннее в центре, а стебельки на 15 % длиннее на периферии. Очевидно, рост стебля в длину зависит от количества света (в куртине света меньше) и положения стебля в куртине (на периферии стебель находится почти в горизонтальном положении), а рост веточек — главным образом от гидротермических условий (в центре влажность выше и дольше сохраняется, температурный режим мягче). Из этого следует, что моховые синузии формируют плотный ковер и разрастаются по периферии.

В латках *Cladina arbuscula* измеряли длину подеций, образованных 5 «коленами», что соответствует линейному приросту за последние 5 лет (Корчагин, 1960). Размеры подеций в центре оказались больше, чем на периферии. Биологическая целесообразность образования плотного ковра подтверждается и для кустистых лишайников. Однако при разрежении древостоя расселяющийся по моховому ковру лишайник находит благоприятные условия по влажности даже для единичных подециев (интенсивность роста мхов в этих условиях снижается, поскольку плотность особей возрастает, и мхи уже не перегоняют в росте лишайники). Этим определяется мелкая пятнистость.

Таким образом, при анализе демутационных процессов необходимо принимать во внимание не только представленность моховых и лишайниковых синузий, но и характер сложения напочвенного покрова.

В заключение приведем результаты изучения связей видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов с помощью анализа сопряженностей. Рассмотрим, в какой мере подтверждается проведенный анализ флоры при формальной оценке сопряженности видов. Для расчета сопряженностей были использованы два массива данных. Первый массив состоял из 530 описаний пробных площадок размером 0.1 м^2. По-видимому, выяснив связи видов на таких площадках, можно охарактеризовать как условия произрастания видов, так и взаимодействие между видами. Второй массив состоял из 84 описаний пятен доминирования. Пятно доминирования представляет собой совокупность

ТАБЛИЦА 5

Матрица двусторонней сопряженности основных видов напочвенного покрова, рассчитанная по встречаемости на пятнах растительности

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
1. Зеленые мхи	*	0.75	—	—	—	—	—	—
2. *Vaccinium vitis-idaea*	0.84	*	—	—	—	—	−1.00	—
3. *V. myrtillus*	1.00	1.00	*	−0.73	—	−1.00	−1.00	−0.84
4. *Empetrum nigrum*	1.00	0.71	−0.71	*	−1.00	−1.00	−1.00	−0.84
5. *Calluna vulgaris*	0.54	0.43	—	−1.00	*	−0.74	—	—
6. *Festuca ovina*	—	—	−1.00	−1.00	−0.60	*	—	0.60
7. *Arctostaphylos uva-ursi*	−1.00	−1.00	−1.00	−1.00	—	−1.00	*	1.00
8. Лишайники	—	—	−0.75	−0.71	—	—	—	*

двух синузий (травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов), хотя бы одна из которых имеет естественные границы, определенные по обилию какого-либо вида. Этими границами определяются границы пятна. Размеры пятен сильно варьируют (от 1 до 10 м^2 и более). В данном случае в соотношениях видов скорее всего отражаются условия, формируемые древостоем.

Для оценки связей использован коэффициент двусторонней сопряженности видов (Ипатов и др., 1974).

Рассчитанные коэффициенты сведены в матрицы (табл. 4, 5). Зеленые мхи и лишайники на больших площадках (табл. 5) распределены независимо друг от друга, на мелких площадках они «ведут себя», как антагонисты (табл. 4). Понятно, что на маленьких площадках крупная пятнистость практически не выявляется, мелкая выявляется не полностью (так как учтены зеленые мхи и лишайники с проективным покрытием более 30 %). Независимость распределения этих групп видов не противоречит отнесению их к разным фитоценотическим группам. Так, *Calluna vulgaris* не зависит от лишайниковых синузий, но связан положительно (в пятнах доминирования) с зелеными мхами. По-видимому, этот кустарничек создает условия, благоприятные для появления мхов, под собственными куртинами (Ипатов, Кирикова, 1981). Поэтому в аберрационных состояниях он чаще сочетается с зелеными мхами, чем с лишайниками. Отрицательное отношение *Festuca ovina* и *Arctostaphylos uva-ursi* к зеленым мхам (на мелких площадках) и положительное — к лишайникам (в пятнах доминирования) свидетельствует о том, что эти виды тяготеют к аберрационной группе, а точнее, к разным аберрационным группам, так как между собой они связаны отрицательно. То, что зеленые мхи негативно реагируют на *Arctostaphylos uva-ursi* и нейтральны к *Festuca ovina*, дает основание считать *Arctostaphylos uva-ursi* лишь условно аберрационным, а также инициальным, как показано ранее.

Правильность отнесения кустарничков *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* и *Empetrum nigrum* к нормальным и к климаксовым группам развития подтверждается положительными значениями коэффициентов сопряженности этих видов с видами зеленых мхов. Однако между видами есть и различия. На основании того, что *Vaccinium vitis-idaea* нейтрально относится к лишайниковому ковру, а *Empetrum nigrum* отрицательно связан с *Vaccinium myrtillus*, можно считать, что *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum nigrum* обитают в более широком диапазоне условий, являясь еще и аберрационными видами.

На основании проведенного фитоценотического анализа были выделены группы видов, отражающие определенные фазы автогенных сукцессий в напочвенном покрове сухих сосновых лесов. При этом принимались во внимание как степень участия видов в напочвенном покрове, так и тенденции их развития в определенных условиях среды, создаваемых древостоем, и взаимодействие ви-

дов друг с другом. Проведенный анализ позволяет реконструировать последовательность фаз развития растительного покрова в автогенных сукцессиях. Такая реконструкция и будет предметом нашей следующей публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Железнова Г. В. Флора листостебельных мхов европейского северо-востока. СПб, 1994. 149 с.

Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1389.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 818—830.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. 1992. № 4. С. 3—9.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1981. № 3. С. 39—45.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К изучению динамики напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковом сосняке // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1984. Вып. 28. № 3. С. 26—32.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Самоблагоприятствование в растительных сообществах // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 14—21.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. П. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Линдеман Т. Н. Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 8. С. 1121—1126.

Ипатов В. С., Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Двусторонний коэффициент межвидовой сопряженности // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 11. С. 1596—1602.

Ипатов В. С., Тархова Т. Н. О микроклимате местообитаний моховых и лишайниковых синузий сосняка зеленомошно-лишайникового // Экология. 1980. № 5. С. 14—20.

Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняках зеленомошно-лишайниковых // Экология. 1982. № 4. С. 27—32.

Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Взаимовлияние моховых и лишайниковых синузий в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1983. № 1. С. 20—26.

Кирикова Л. А. Размещение подземных частей некоторых видов травяно-кустарничкового яруса елового леса // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 9. С. 1290—1300.

Кирикова Л. А. Размещение подземных органов *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* в зеленомошно-лишайниковом сосняке // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1083—1085.

Корчагин А. А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 75—149.

Корчагин А. А. Определение возраста и длительности жизни лишайников // Полевая геоботаника. 1960. Т. 2. С. 315—330.

Ниценко А. А. Сосновые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1960. Вып. 4. № 21. С. 22—32.

Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Л., 1978. 305 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Самойлов Ю. И. Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 255—265.

Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Некоторые черты адаптивной стратегии *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) в лишайниковом сосняке // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 295—304.

Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Динамика взаимодействия *Arctostaphylos uva-ursi* (*Ericaceae*) с мохово-лишайниковым ярусом в сосновом лесу // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1279—1290.

Цельникер Ю. Л. Радиационный режим под пологом леса. М., 1969. 99 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Санкт-Петербургский государственный университет Получено 23 I 1995

SUMMARY

The analysis of species composition at different phases of autogenic successions is the part of monographic investigation of the lichen-moss pine forests. Using ecological and biological characteristics of these species and interspecific associations the authors distinguished groups of the species at the different successional stages. These groups are described in detail.

УДК 581.524.343(253)(282.251.2)

В. Б. Куваев, Д. А. Шахин, С. А. Григорьев

ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ СУКЦЕССИИ НА ВЫРУБКАХ ЛИШАЙНИКОВЫХ БОРОВ В ЕНИСЕЙСКОЙ ТАЙГЕ (КРАСНОЯРСКИЙ КРАЙ)

V.B. KUVAJEV, D.A. SHAKHIN, S.A. GRIGORYEV. PROGRESSIVE SUCCESSIONS ON FELL AREAS OF LICHEN PINE FORESTS IN YENISEI-TAIGA (KRASNOYARSK DISTRICT)

В 1977—1993 гг. проводились ежегодные наблюдения на вырубках лишайниковых сосновых боров в бассейне р. Дубчес на левобережье среднего Енисея (окр. с. Зотино). Годы рубок — 1956—1957, 1965, 1970, 1985. С учетом состояния почв проанализирована динамика напочвенного и травяно-кустарничкового покровов, подроста, эпифитов. Даны предварительные заключения об общем ходе восстановительных сукцессий.

Состояние сибирской тайги вызывает серьезные опасения: леса хищнически истребляются, технология заготовок грубо нарушается, работы по лесовозобновлению не ведутся. Естественное лесовозобновление, обстоятельно исследованное на европейской территории (Мелехов, 1954, 1959, и др.), в Сибири изучается совершенно недостаточно, к тому же внимание уделяется в основном лишь подросту, а напочвенный и травяно-кустарничковый покровы практически не исследуются.

Основная цель исследования — проследить за состоянием лесной экосистемы после рубки, за последующим восстановлением напочвенного, травяно-кустарничкового покровов, эпифитной флоры и в связи с этим за формированием, развитием подроста и превращением его в древостой.

Материал и методика

Общее направление настоящих наблюдений определено Е. Е. Сыроечковским и одним из авторов статьи В. Б. Куваевым.

Район исследования — территория Зотинского лесоучастка Ярцевского леспромхоза (бассейн левого притока Енисея р. Дубчес), где лесозаготовки ведутся с 50-х годов. Бо́льшая часть площадок заложена в 1977—1978 гг. Новые площадки закладывались по мере проведения очередных рубок. Непрерывность наблюдений обеспечивалась В. Б. Куваевым. В разные годы в наблюдениях участвовали Е. В. Дежкина (Попова), А. А. Савич (Шанина), М. Л. Шелгунова (помогавшая также в подготовке статьи), А. В. Куваев и др.; всем им, а также начальникам лесоучастка В. А. Бабушкину, П. Г. Денисенко, В. Ф. Тышкевичу, А. А. Бекку, В. А. Бахману и водителям лесоучастка приносим благодарность.

Для долговременного мониторинга изучаемых объектов важны точная характеристика состояния экосистемы в начале наблюдений (точка отсчета), датировка вырубки, подбор контрольного участка нерубленного леса и строгое соблюдение избранной периодичности наблюдений.

Датировку ранних вырубок осуществляли по данным Зотинского лесоучаст-

ка, а более поздних — по личным наблюдениям. Подбор контрольных участков, при котором очень многое зависит от личного опыта, осуществляли В. Б. Куваев и Е. В. Дежкина. После подбора типичного участка вырубки и соответствующего ему участка нерубленного леса на них закладывали стандартные площадки (10×10 м) для геоботанических описаний — по 1—2 на каждой вырубке и по 1 в контроле. Каждую площадку маркировали угловыми столбиками, на одном из которых указывали ее номер, дату закладки и номер геоботанического описания. Поскольку направление таких сукцессий определяется экотопом (Zobel, 1993), исследовали и почвы. Вне площадки, но рядом с ней сразу откапывали почвенный разрез на глубину 1—2 м (в среднем 1.5 м) и описывали его с зарисовкой профиля в тетради геоботанических описаний вырубок и контрольных участков. В 1991 г. на всех площадках были повторно сделаны откопка и описания почвенных разрезов при участии почвоведов С. А. Григорьева и Ю. В. Гореловой. Из каждого горизонта отбирали образцы для химических анализов. Наблюдения проводили ежегодно. При описании растительности для каждого вида отмечали обилие по Друде, проективное покрытие, высоту, фенологическую фазу. Замеряли модельные деревья и экземпляры подроста. При проведении наблюдений площадку фотографировали обычно с одного места. Каждый вид, отмеченный на площадке хотя бы 1 раз, гербаризировали. В обработке коллекций, кроме В. Б. Куваева, М. Л. Шелгуновой и Д. А. Шахина, принимали участие монографы Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, Главного ботанического сада (ГБС) РАН, Московского государственного университета им. М. Л. Ломоносова (МГУ). Основная часть коллекции хранится в Гербарии МГУ (MW). По окончании обработки полевых материалов составляли сводные таблицы.

По материалам наблюдений защищены дипломная работа С. П. Савина (в 1980 г.) и курсовая работа Л. А. Мироновой (в 1989 г.). Их материалы частично использованы в данной статье.

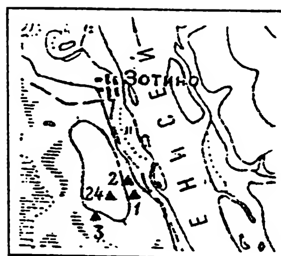
Физико-географический очерк

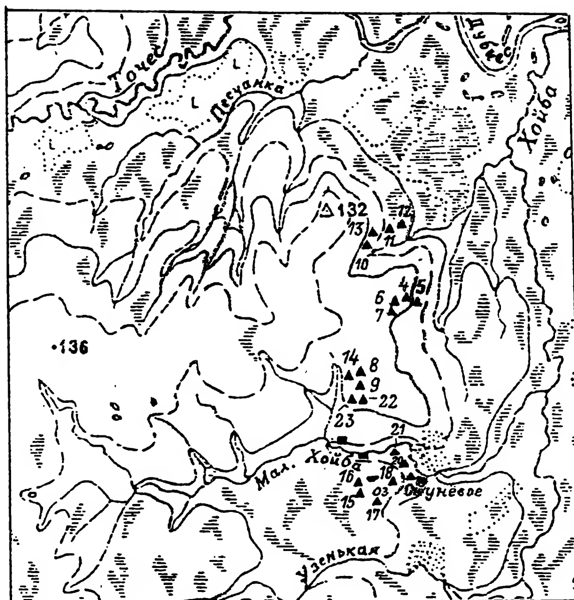
Район исследований находится у границы подзон средней и южной тайги, в Кеть-Сымской низменности на левобережье Енисея (рис. 1); это часть Западно-Сибирской низменности с пологоувалистой заболоченной поверхностью. Мощные рыхлые, большей частью флювиогляциальные (по: Елизарьева, 1964) отложения прорезаны неглубокими долинами рек с извилистыми руслами и медленным течением. Колебания относительных высот невелики.

Климат континентальный. Зимой преобладает устойчивая антициклональная погода. Изредка происходит вторжение циклонов с запада, приносящих осадки и смягчающих морозы. Годовая сумма осадков 536 мм, выпадают они в основном летом. Среднегодовая температура воздуха —3 °С. Высота снежного покрова 75 см. Вегетационный период с температурой воздуха ≥ 5 °С длится около 130 дней (Климатологический..., 1949—1968). Начало вегетации приходится на 1 мая (Буторина, 1979). Лето довольно жаркое: средняя температура июля 18 °С, преобладает ясная погода. Весна и осень короткие.

Почвы в основном подзолистые и дерново-подзолистые оглеенные, песчаные и супесчаные. Мощность гумусового горизонта 0.5—5 см, подзолистого — 15—20(30) см. Оглеение наблюдается с глубины 0.7—1 м. Вечная мерзлота не отмечалась.

Бассейн р. Дубчес относится к южной части подзоны средней тайги. Граница между средней и южной тайгой, по данным В. Б. Сочавы (1956а, б) с уточнениями Е. Л. Любимовой (1964), М. Ф. Елизарьевой (1963а) и др., а также по нашим наблюдениям, пересекает р. Енисей между устьями рек Дубчес и Сым. Исследуемая территория относится к Омско-Нижне-Дубчесскому району сосно-





▲ *1*

■ *2*

Рис. 1. Район работ и размещение стационарных площадок.

***1* — стационарные площадки; *2* — постройки. Цифры — номера площадок.**

вых боров, топких болот и грядово-мочажинных торфяников (Елизарьева, 1963а), растительность этого района подробно охарактеризована (Елизарьева, 1963б). Общая характеристика сосновых лесов близкого по условиям региона — Нижнего Приангарья — дана Н. Н. Лащинским (1981). По нашим данным, боровые леса Зотинского лесоучастка делятся на 2 основные группы: 1) лишайниковые боры (беломошники); 2) моховые боры и субори. Обе группы отмечались и Елизарьевой (1963б). В нашем сообщении рассмотрены только вырубки в лесах 1-й группы.

Результаты наблюдений

Материалы изложены в порядке увеличения возраста вырубок. Для краткости в табл. 1—4 приведены результаты наблюдений только по следующим годам: год закладки площадки; год, промежуточный между закладкой площадки и последним годом наблюдений; год последнего наблюдения (1993). Результаты рассматриваются по ярусам — от нижних к верхним, внеярусная растительность (эпифиты) — после высших ярусов. В рубрике «Напочвенный покров» раздельно характеризуются мхи и лишайники;[1] в целом для них приводятся число видов и общее проективное покрытие (ОПП, %), для каждого вида — обилие по Друде и процент покрытия. Для травяно-кустарничкового покрова в целом приводятся число видов и ОПП (в %), для каждого вида — обилие и процент покрытия. Для подлеска и подроста в целом приведены число видов и общая сомкнутость (0—1), для каждого вида — обилие и высота (в м). В рубрике «Древостой» приведены состав древостоя и сомкнутость крон, для каждого вида — диаметр (средний/максимальный, см) и высота (средняя/максимальная, м). Для эпифитов *Lichenes* указывается число видов и общая условная оценка обилия, для каждого вида — только условная оценка обилия. Виды в каждой рубрике расположены в порядке убывания их обилия; обнаруженные вне площадки (но поблизости) виды помечены звездочкой при показателе.

Вырубка 1985 г. (табл. 1)

Сплошная рубка велась в 37—37.5 км от с. Зотино в кв. 596 (бывш. 119) у «стрелки» лесовозной трассы (пл. 23, контроль — пл. 22). Возраст вырубки к 1993 г. — 8 лет, наблюдения ведутся с 1989 г.

Почва на вырубке — подзол песчаный иллювиально-железистый поверхностно-подзолистый на среднезернистом флювиогляциальном песке. Профиль: O_1 (подстилка) — фрагменты; O_2A_1 практически отсутствует; E[2] — 0—3 см, серовато-белесый, сухой песок, местами обнаженный; $B_1 + B_2$ (иллювиальный) — 3—67, темно-охристый, влажный, рыхлый, непрочно-комковатый песок; BC — 67—90, от белесо-желтого до светло-охристого, влажный, рыхлый, непрочно-комковатый песок; C — 90—100, белесый песок.

Почва в контроле — подзол песчаный иллювиально-железистый поверхностно-подзолистый на флювиогляциальном песке: O_1A_1 — фрагменты, E — 1—6 см, B_1 — 6—17, B_2 — 17—41, B_1C — 41—85, C — 85—100.

В напочвенном покрове вырубки по сравнению с контролем существенно выше ОПП мхов; представлены только сухолюбивые виды рода *Polytrichum*.[3] В контроле постоянен *Dicranum polysetum*, на вырубке отсутствующий. ОПП лишайников на вырубке, наоборот, значительно ниже, чем в контроле, однако число видов и доминанты почти совпадают: доминируют *Cladina arbuscula* (на вырубке — cop_{2-3}, в контроле — до soc), *Cladonia uncialis*. Ряд кладоний, отмечавшихся в контроле, на вырубке исчез (*C. fimbriata*, *C. cenotea* и др.). Характерное отличие лишайникового покрова вырубки от такового в контроле — сильное снижение обилия и покрытия *Cladina rangiferina* и появление некоторых кладоний, впоследствии исчезающих. Как и в случае со мхами, с годами на вырубке ОПП лишайников и напочвенного покрова в целом восстанавливается.

Травяно-кустарничковый покров в нерубленном бору почти отсутствует (единично встречается брусника *Vaccinium vitis-idaea*). На вырубке в первые годы после удаления древостоя активно расселяется *Chamerion angustifolium* (за

---

[1] В определении лишайников любезно принял участие М. П. Журбенко (БИН РАН).

[2] Индексом E обозначается элювиальный горизонт (A_2 — по старой терминологии).

[3] Латинские названия мхов приведены по работе А. Л. Абрамовой с соавт. (1961), лишайников — по «Определителю лишайников СССР» (1971—1978) и работе М. П. Томина (1937), сосудистых растений — по сводке С. К. Черепанова (1981); авторы видов указаны только при расхождениях с этими руководствами.

ТАБЛИЦА 1

Динамика растительности на площадках 22 и 23, вырубка 1985 г.
(кв. 596, бывш. 119, «стрелка» лесовозной трассы)

Ярусы, виды	Описание 147 (пл. 22 — контроль)		Описание 180 (пл. 23 — сплошная рубка)		
Дата	4 VIII 1986	21 VI 1993	21 VIII 1989	16 VI 1991	21 VI 1993
Год после рубки	—	—	5-й	7-й	9-й
Напочвенный покров	13; 90 %	12; 95 %	12; 45 %	10; 55—60 %	12; 85 %
Мхи	2; 1—2 %	2; 1 %	3; 5—7 %	2; 15—20 %	3; 25 %
Dicranum polysetum	sp; 1 %	sol	—	—	—
Polytrichum juniperinum	sol—sp	—	cop_1; 2 %	sol	sol
P. piliferum	—	sol	cop_1; 3—5 %	cop_2; 15—18 %	cop_2; 15 %
P. strictum	—	—	—	—	cop_1; 5 %
Pohlia nutans cfr.	—	—	sol gr	—	—
Лишайники	11; 90 %	10; 95 %	9; 40 %	8; 40 %	9; 60 %
Cladina arbuscula	cop_3—soc; 80 %	soc; 70 %	cop_2; 25 %	cop_2; 25 %	cop_{2-3}; 40 %
C. rangiferina	cop_1; 3—5 %	cop_1; 7 %	sp; 1 %	sp; 1—2 %	sp; 1—2 %
C. stellaris	cop_1; 5 %	sp; 1 %	sp—cop_1; 2—4 %	sol	sol
Cladonia deformis	sol	sol—sp	—	—	sol
C. uncialis	sp—sol; 1 %	cop_1; 3—5 %	sp; 1—2 %	cop_1; 3—5 %	cop_1; 7—10 %
C. crispata	sol	sol—sp	sp; 1—2 %	—	sol
C. gracilis	sp—sol	sp; 1 %	sp	sol	sp—sol
C. cornuta	sp—cop_1; 1—2 %	sp	—	sol—un	sol
C. fimbriata	sol	sol	—	—	—
C. furcata aff.	sol	—	—	—	—
C. cenotea	sol	—	—	—	—
C. sp.	—	—	sol	sol	—
C. sp.	—	—	sol	—	—
Cetraria laevigata	—	sp	un	sol	sol
Травяно-кустарничковый покров	1; 1 %	1; 1 %	4; 20 %	8; 5 %	7; 2 %
Vaccinium vitis-idaea	sol; <1 %	sol—sp; <1 %	sol—un	sol	sol
Chamerion angustifolium	—	—	cop_1; 15—18 %	sol—sp	sol
Carex ericetorum	—	—	sp; 1—2 %	sol—sp; 1 %	sp; 1 %
Arctostaphylos uva-ursi	—	—	sol—un	sol	sol—sp; 0.5 %
Calamagrostis epigeios	—	—	—	sol	sol
C. neglecta s. l.	—	—	—	un	sol
Antennaria dioica	—	—	—	un	un
Подлесок	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет
Подрост	1; < 0.1*	1; < 0.1*	2; 0.2	2; 0.2—0.3	2; 0.3—0.2
Pinus sylvestris	sol—sp; 0.07—0.2 м	sp—sol; 0.4 м	cop_1; 0.4 м	cop_1; 1.9 м	cop_1; 2.81 м
Populus tremula	—	—	sp; 0.85 м	sp; 1.3 м	sp; 1.35 м

Ярусы, виды	Описание 147 (пл. 22 — контроль)		Описание 180 (пл. 23 — сплошная рубка)		
Дата	4 VIII 1986	21 VI 1993	21 VIII 1989	16 VI 1991	21 VI 1993
Год после рубки	—	—	5-й	7-й	9-й
Древостой	10С; до 0.6	10С; 0.7	un*	un*	un*
Pinus sylvestris	31.5/39 см; 16/19 м	32/40 см; 16/20 м	25 см; 10/11 м	26 см; 11 м	27 см; 12 м
Эпифиты	6; sol	5; sol	5; sol	4; sol	4; sol
Cetraria pinastri	sp	sp—cop$_1$	sol—sp	sol	sp—sol
Parmeliopsis ambigua	sol—sp	sp—sol	sol	sol	sol—sp
P. aleurites	—	sol—sp	un	sol	sol
Evernia thamnodes	sol	—	sol	—	—
Alectoria chalybeiformis	sol	—	—	—	—
Parmelia physodes	sol	—	—	—	—
Cetraria ciliaris	sol	—	—	—	—
Cladonia parasitica	—	sol	sol	sol	sol—sp
Alectoria nidulans	—	sp—sol	—	—	—

счет этого ОПП возрастает до 20 %), проникают другие травы (*Carex ericetorum*, *Calamagrostis epigeios* и др.) и кустарнички (*Arctostapylos uva-ursi*). Максимальное значение ОПП трав и кустарничков на вырубке отмечается в первые годы после рубки, а через 8 лет оно снижается почти до уровня ОПП в контроле. Динамика числа видов иная (см. табл. 2).

Подлеска нет ни в контроле, ни на вырубке. Подрост в контроле почти отсутствует. На вырубке в подросте — *Pinus sylvestris* и *Populus tremula*. Сосна развивается активно: сомкнутость ее увеличилась от 0.2 в 1989 г. до 0.3 в 1993 г.; высота за то же время увеличилась вдвое (от 1.4 до 2.8 м). Подрост осины менее активен: сомкнутость его так и не достигла 0.1, а высота увеличилась от 0.85 м в 1989 г. до 1.35 м в 1993 г. В целом сомкнутость подроста на 9-й год составила 0.3 при средней высоте 1.5 и максимальной 2.8 м.

Эпифитных лишайников в контроле 5—6,[4] на вырубке — 4(5) видов. Обилие их очень мало́. Видовой состав после рубки сократился. Практически восстановление эпифитов на вырубке за 8 лет так и не началось.

Вырубка 1970 г. (табл. 2)

Сплошная рубка велась в 40—41 км западнее с. Зотино в кв. 653 (бывш. 157) близ оз. Окуневого. Возраст вырубки на 1993 г. — 23 года, наблюдения ведутся с 1977 г. на пл. 20, с 1980 г. — на пл. 19.

Почва вырубки — подзол песчаный иллювиально-железистый поверхностно-оподзоленный на среднезернистом флювиогляциальном песке. Профиль: O_3 — фрагментарный опад разной степени разложения; A_1 — 0—1 см, темно-серый, сухой; E — 1—9, белесый под лишайниками, рыжевато-палевый подо мхами, рыхлый, свежий, мелкозернистый песок; EB_f — 9—21, охристый, свежий, рыхлый, непрочно-комковатый песок; B_{Fe} — 21—44, песчаный, охристый, с буроватыми примазками, уплотненный, влажный, непрочно-комковатый песок; B_{fc} — 44—66, охристый, рыхлый, влажный, непрочно-комковатый песок; C — 66—110, желтовато-белесый песок.

Почва в контроле — подзол песчаный иллювиально-железистый глубокоподзолистый на флювиогляциальном песке: O_1—A_1 — 0—1 см, E — 1—30, B_{Fe} — 30—43, B_{fc} — 43—79, CW — 79—100.

[4] Разница в количестве учтенных видов эпифитов в контроле по годам зависит от ураганных ветров: в годы с такими ветрами обламываются и падают на землю сучья с эпифитами.

ТАБЛИЦА 2

Динамика растительности на площадках 21, 20 и 19, вырубка 1970 г. (кв. 653, бывш. 157, оз. Окуневое)

Ярусы, виды	Описание 92 (пл. 21 — контроль)		Описание 17 (пл. 20 — сплошная рубка)			Описание 141 (пл. 19 — сплошная рубка)		
Дата	2 VIII 1978	20 VI 1993	1 VII 1977	1 VIII 1985	20 VI 1993	26 VI 1980	15 VII 1987	20 VI 1993
Год после рубки	—	—	7-й	15-й	23-й	10-й	17-й	23-й
Напочвенный покров	21; 45 %	19; 85—90 %	6; 20 %	12; до 80 %	14; 75 %	11; 90 %	12; 97 %	15; 85—90 %
Мхи	9; 40 %	8; 85 %	2; до 20%	4; 65—70%	5; 20%	3; 80—85 %	3; 20 %	5; 10—12%
Pohlia nutans aff.	cop$_2$, 25%	sol	cop$_1$—sp; 1 %	sp	—	—	—	—
Dicranum bergeri aff.	sol	—	—	—	—	—	—	—
D. polysetum	cop$_1$—sp; 2—3%	cop$_1$; 5—7%	—	—	sol—sp	—	—	sol
Pleurozium schreberi	cop$_1$; 5 %	cop$_3$; 70 %	—	—	—	—	—	sol
Polytrichum juniperinum	cop$_1$; 5—6 %	sol	—	cop$_{2-3}$; 35 %	sp; 1—2 %	sp	cop$_1$; 10—12%	sol
P. piliferum	sol	—	—	sol	sp; 1—2%	cop$_1$; 5 %	sol	cop$_1$; 5—7%
P. strictum	cop$_1$; 7%	sp; 1 %	cop$_2$; 15 %	cop$_{1-2}$; 10—15%	cop$_{1-2}$; 10—15 %	cop$_3$—soc; 70 %	sp	sp
P. commune aff.	—	sol	—	—	—	—	—	—
Ptilium crista-castrensis	sol	sp	—	—	—	—	—	—
Sphagnum sp. sect. *Acutifolia*	—	un* gr	—	—	sol*	—	—	—
Aulacomnium palustre	sol	—	—	—	—	—	—	—
Лишайники	12; 5 %	9; 2%	4; 1%	8; 10—12 %	9; 60%	8; 10 %	9; 75%	10; 80%
Cladina arbuscula	cop$_1$—sp; 2 %	sp	sol	cop$_1$; 4 %	cop$_3$; 35 %	sp—cop$_1$; 1—2 %	cop$_3$; 50%	cop$_3$; 50 %
C. stellaris	—	sol	—	—	sol	—	sol	sol
C. rangiferina	sp—sol	sol	—	sp; 1 %	sp; 1%	sp	sol	sp—sol
Cladonia uncialis	—	—	—	sol	sp; 1 %	sol*	sp; 1 %	cop$_1$; 10—12 %
C. subulata	—	—	—	sp	sp	—	—	—
C. deformis	cop$_1$—sp; 1 %	sol	sp	cop$_1$; 3—5 %	sp; 1 %	cop$_1$—sp; 2%	cop$_1$; 3—5%	sp—cop$_1$; 1%
C. coccifera	sp	sol	sol	sol	sol	sp(cop$_1$); 1%	sol—sp	sp
C. cornuta	sol	sol—sp	—	—	sp; 1%	sp	sp; 1—3%	sp
C. crispata	sol	sp—sol	—	sp	sp; 1—2%	sol	cop$_1$; 3—5%	cop$_1$; 3—4 %
C. fimbriata	sol	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Ярусы, виды	Описание 92 (пл. 21 — контроль)		Описание 17 (пл. 20 — сплошная рубка)			Описание 141 (пл. 19 — сплошная рубка)		
Дата	2 VIII 1978	20 VI 1993	1 VII 1977	1 VIII 1985	20 VI 1993	26 VI 1980	15 VII 1987	20 VI 1993
Год после рубки	—	—	7-й	15-й	23-й	10-й	17-й	23-й
Cladonia gracilis	sol	sol	—	sol	sol	sp—cop$_1$; 1—2 %	sp—cop$_1$; 3 %	sp
C. botrytes	sol	—	sol	—	—	—	—	—
C. ecmocyna	sol	—	—	—	—	—	—	—
C. pyxidata	sol	—	—	—	—	—	—	—
C. phyllophora cfr.	—	—	—	—	—	—	—	sol
C. sp.	sol	—	—	—	—	—	—	—
Травяно-кустарничковый покров	9; 70 %	8; 60 %	10; 25 %	6; 20—25 %	6; 40 %	4; 1 %	2; 5—7 %	4; 1—2 %
Ledum palustre	cop$_{1-2}$; 10 %	cop$_{1-2}$; 20 %	cop$_1$; 8 %	cop$_{1-2}$; 7—10 %	cop$_2$; 35 %	—	—	sol*
Calamagrostis epigeios	sp	sp	cop$_1$; 8 %	cop$_1$; 3 %	cop$_1$; 2—3 %	sol	cop$_1$; 1—5 %	sp; 1 %
C. lapponica s. l.	sp	—	—	—	—	sol	—	—
Chamerion angustifolium	—	—	sp	sol	—	—	—	—
Vaccinium vitis-idaea	cop$_{2-3}$; 35—40 %	cop$_{2-3}$; 40 %	cop$_1$; 5 %	cop$_1$; 5—7 %	cop$_1$; 2 %	cop$_1$—sp; 1 %	cop$_1$; 2—3 %	sol; 1 %
V. myrtillus	cop$_1$; 10 %	cop$_1$; 10 %	sp; 1 %	sp—sol	sp	sol	—	sol*
V. uliginosum	—	sol	—	—	—	—	—	—
Carex globularis	—	—	sp	—	—	—	—	—
C. ericetorum	—	—	sol	—	—	—	—	—
Equisetum sylvaticum	—	—	sp	sol*	sol	—	—	—
Maianthemum bifolium	sp—sol	sp	sol	—	—	—	—	—
Arctostaphylos uva-ursi	—	—	sol	—	—	—	—	—
Trientalis europaea	sp—sol	sol	—	—	—	—	—	—
Neottianthe cucullata	sol	—	—	—	—	—	—	—
Chamaedaphne calieulata	—	—	—	—	sol	—	—	—
Luzula pilosa	sol	—	—	—	—	—	—	—
Lycopodium annotinum subsp. *dubium*	—	un	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Ярусы, виды	Описание 92 (пл. 21 — контроль)		Описание 17 (пл. 20 — сплошная рубка)			Описание 141 (пл. 19 — сплошная рубка)		
Дата	2 VIII 1978	20 VI 1993	1 VII 1977	1 VIII 1985	20 VI 1993	26 VI 1980	15 VII 1987	20 VI 1993
Год после рубки	—	—	7-й	15-й	23-й	10-й	17-й	23-й
Подлесок	2; 0.1	2; 0.1	2; 0.1	Рядом с пл.	Рядом с пл.	Единично	Единично	Единично
Sorbus sibirica	sp—cop1 (0.1); 0.6—0.8 м	sp—sol; 1.37 м	—	—	—	—	—	—
Salix caprea	sol; 0.7 м	sol-un; 2.57 м	sol; 1.4 м	un; 2.94 м*	un; 3 м*	sol; 1—3 м	un; 4.5 м	un; 4.7 м
Rosa acicularis	—	—	sol; 0.5 м	—	—	—	—	—
Подрост	2; 0.1	4; до 0.1	4; 0.2—0.3	2; до 0.3	2; до 0.4 м	2; 0.1	2; 0.3	2; 0.4
Pinus sylvestris	—	sp (0.1); 0.84 м	cop2 (0.25); 0.15—0.35 м	cop2 (0.3); 2.5 м	cop2 (0.3); 5 м	cop1 (0.1); 0.2—0.8 м	cop2 (0.2); 1—2.8 м	cop1–2 (0.4); 3.8 м
Betula alba s. l.	cop1 (0.1); 1—4 м	sp (0.1); 6 м	sp; 1.5 м	sol; 2 м (4 м*)	sp (0.1); 4 м	un; 0.73 м	un; 1.76 м	un; 2.1 м
B. platyphylla	—	un; 2.3 м	—	—	—	—	—	—
Populus tremula	sp; 0.4—1 м	sol; 1.44 м	sol; 0.3 м	—	—	—	—	—
Larix sibirica	—	un; 2.3 м	—	—	—	—	—	—
Древостой	10С, до 0.5	10С+Л, 2 яруса, 0.6	Был 10С	Отсутствует	Отсутствует	Единично	Единично	Единично
Pinus sylvestris	24/48 см; 18/19 м	26/48 см; 14/23 м	13/25 см; 17/25 м*	—	—	20.5/24 см; 12/15 м	21.5/34 см; 12/15.5 м	22/35 см; 12/16 м
Larix sibirica	20 см; 15 м	9.5/33 см; 10/22 м	—	—	—	—	—	—
Betula alba s. l.	9 см; 9—10 м	15.4 см; 17 м*	—	—	—	—	—	—
Эпифиты	7; sp—cop1	7; cop1	2; sol	3; sol	5; sp	3; sol	4; sol	7; sol
Cetraria pinastri	sp	sp	sp	sol	sp	sol	sol	sp—sol
Cladonia parasitica	sol	sp	—	sol—un	sp	sol	sol	sol
Parmeliopsis ambigua	sp	sp	sp	sol	sp—sol	sol	sol	sol
P. aleurites	sp	sp	—	—	sol	—	sol	sol
Parmelia physoides	sol—sp	sp—sol	—	—	—	—	—	—
P. olivacea	sol	sp—cop1	—	—	sp	—	—	sol
P. sulcata	sol	—	—	—	—	—	—	sol
Alectoria nidulans	—	sp	—	—	—	—	—	—
Evernia esorediosa	—	—	—	—	—	—	—	sol

Для данной вырубки не нашлось поблизости нерубленного участка леса, достаточно подходящего для контроля; растительность заложенного рядом контрольного участка более соответствует субори, чем лишайниковому бору. Поэтому сравнение динамики растительности на вырубке и в контроле затруднено.

На вырубочной пл. 20 пик развития мхов наблюдался в 1985 г. (15-й год после рубки): ОПП возросло до 65—70 %. К 1993 г. ОПП снизилось до 20 %, хотя число видов за все эти годы выросло с 2 до 5. На пл. 19 аналогичный пик развития мхов наблюдался в 1980 г. (10-й год вырубки): ОПП — 80—85 %, его составляют те же 3 вида политриховых мхов. К 1987 г. (17-й год вырубки) ОПП снизилось; эти снижение продолжалось до 1993 г. (ОПП — 10—23 %). Число видов мхов возросло до 5 за счет восстановления *Dicranum polysetum* и *Pleurozium schreberi*, доминирующих в контроле. Все же и на 23-м году вырубки число видов мхов было меньше, чем в контроле (5 видов против 8—9).

У лишайников и число видов, и ОПП на обеих вырубочных площадках закономерно возрастают. На пл. 20 доминирует *Cladina arbuscula* (ПП в 1993 г. — 35 %), а ОПП всех лишайников возросло с 1 до 60 %. На пл. 19 виды лишайников почти те же, а ОПП возросло с 10 % в 1980 г. до 80 % в 1993 г.; доминируют также *Cladina arbuscula* (50 %) и *Cladonia uncialis*.

Состояние травяно-кустарничкового покрова на площадках 19 и 20 различное. На пл. 20 имеется хотя и не вполне сложившийся, но выраженный ярус с доминированием *Ledum palustre*, участием *Calamagrostis epigeios* и брусники (они доминируют и в контроле при участии *Vaccinium myrtillus*). Общее число видов в контроле 8—9, на вырубочной пл. 20 в 1977 г. — 10, в 1985 и 1993 гг. — по 6. После рубки появились *Carex globularis*, толокнянка, *Maianthemum bifolium*, *Chamerion angustifolium*. В дальнейшем они исчезают. Динамика ОПП: 1977 г. — 25 %, 1985 г. — 20—25 %, 1993 г. — до 40 %. На гораздо более сухой пл. 19 число видов значительно меньше (1980 г. — 4, 1987 г. — 2, 1993 г. — 4; постоянны только *Calamagrostis epigeios* и брусника). Максимальное значение ОПП отмечено в 1987 г. (5—7 %); не исключено, что это связано с более поздним сроком описания (15 VII), когда листовая поверхность развилась полностью.

Из растений подлеска, присутствующих в контроле, на вырубках сохраняется только *Salix caprea*. Подрост в контроле — осина и береза (сосны очень мало). На обоих участках вырубки подрост развивается очень активно; это сосна и береза, но на более влажной пл. 20 на 7-м году вырубки отмечались осина и лиственница, затем исчезнувшие (из-за объедания лосями, обмерзания и по другим причинам); береза здесь вначале значительно опережала сосну по высоте (до 1.5 м против 0.3), но к 1993 г. они почти сравнялись (5 и 4 м соответственно). На обеих площадках общая сомкнутость подроста со временем увеличивается (табл. 3), и к 23-му году после рубки сложился среднегустой сосновый молодняк высотой 3.8—5 м с единичной примесью березы.

Минимум численности эпифитов на пл. 20 отмечен на 7-м году после рубки (2 вида). Затем число их растет и достигает уровня контроля (7 видов) к 23 годам после рубки на пл. 19.

Вырубка 1965 г. (табл. 3)

Сплошная вырубка проведена в кв. 597 за Большой эстакадой (в 25 км от с. Зотино, вырубочная пл. 5, контрольная пл. 7). Возраст вырубки — 28 лет, наблюдения ведутся с 1979 г. (15 лет).

Почва вырубки — подзол песчаный иллювиально-железистый среднеподзолистый на флювиогляциальном песке: O_1 выражен слабо (фрагментарный опад разной степени разложения); A_1 — 0—2.5 см, темно-серый, влажный, мелкокомковатый, среднесуглинистый; E — 2.5—23, белесо-серый, мучнистый, непрочно-комковатый, рыхлый, отмытый мелкозернистый песок, образует карманы; EB_1 — 23—34, белесо-охристый, влажный, рыхлый, среднезернистый песок; B_{Fe} — 34—56, охристый, с рыжевато-бурыми примазками, плотный, влажный, комковатый; B_1 — 56—77, BC —

77—92 — переходные к C; C — 92—100 см и глубже, желтоватый, уплотненный, влажный, среднезернистый флювиогляциальный песок (рис. 2).

Почва контроля — подзол песчаный иллювиально-железистый неглубокоподзолистый на флювиогляциальном песке: O—A_1 — 0—1 см, E — 1—13, EB_f — 13—24, B_f — 24—57, BC — 57—69, C — 69—80.

ОПП напочвенного покрова равно 80—90 % во все годы и в контроле, и на вырубке начиная с 15-летнего возраста. ОПП мхов незначительно, с флуктуациями от 1 (3) до 5 (7) % (возможно, из-за колебаний влажности); число видов в контроле — 2 (3), на вырубке — 5 (6): появляются отсутствующие в контроле *Polytrichum juniperinum*, *Pohlia nutans* и др. ОПП лишайников, напротив, очень велико и в контроле, и на вырубке — 80—90 %. Число видов в контроле и на вырубке практически одинаково — 9—11; доминирует *Cladina arbuscula*, кондоминанты — *C. rangiferina*, *C. stellaris*. В последние годы роль первого вида снижается при одновременном усилении последних.

ОПП травяно-кустарничкового покрова в контроле составляет 10—15, на вырубке — 3—5 %. Различие определяется меньшим обилием на вырубке доминанта — брусники. Зато *Calamagrostis epigeios* достигает значительного обилия, что характерно вообще для вырубок и гарей, особенно в первые годы; к 30 годам после рубки его обилие уменьшается до sol. Ряд видов появляется только на вырубке, но они — лишь стадия в сукцессии.

Подлеска в контроле нет, на вырубке единично встречается *Salix caprea*. Подрост в контроле чистый сосновый. На вырубке число видов подроста возросло от 3 (к 15 годам) до 5 (к 29 годам); основу его составляет сосна. Осина, в первые годы близкая к сосне и по высоте, и по обилию, впоследствии подавляется в результате конкуренции с сосной и других факторов. С 1986 г. высота

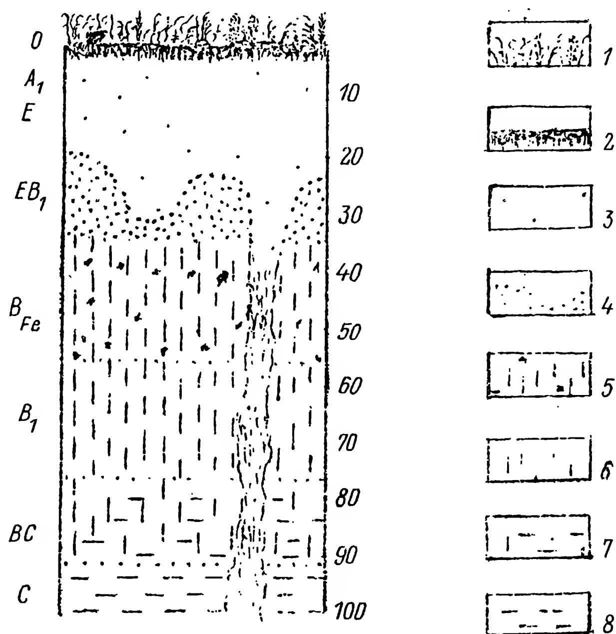


Рис. 2. Подзол песчаный иллювиально-железистый среднеподзолистый (вырубка 1965 г., пл. 5, описание 133).

1 — напочвенный покров; *2* — A_1, гумусовый горизонт, затеки гумуса; *3* — E, элювиальный горизонт; *4* — EB_1, элювиально-иллювиальный горизонт; *5* — B_{Fe}, иллювиально-железистый горизонт; *6* — B, иллювиальный горизонт; *7* — BC, переход от иллювиального горизонта к материнской породе; *8* — C, материнская порода — флювиогляциальный песок. По вертикальной оси — глубина разреза, см.

ТАБЛИЦА 3

Динамика растительности на площадках 7 и 5, вырубка 1965 г. (кв. 507, Большая эстакада)

Ярусы, виды	Описание 91 (пл. 7 — контроль)		Описание 133 (пл. 5 — сплошная рубка)		
Дата	31 VII 1978	18 VI 1993	26 VI 1979	1 VIII 1986	18 VI 1993
Год после рубки	—	—	15-й	22-й	29-й
Напочвенный покров	11; 90 %	13; 80—90 %	14; 90 %	16; 95 %	16; 90 %
Мхи	2; 1 %	3; 5—7 %	5; 5 %	5; 3—4 %	6; 5 %
Dicranum polysetum	sol*	sp; 1 %	sol*	sp—cop_1; 1 %	sp
D. elongatum	—	—	—	un gr	—
Pleurozium schreberi	—	cop_1; 4 %	sp—cop_1; 1 %	sp—cop_1; 1—3 %	cop_1; 3 %
Pohlia nutans aff.	—	—	sol	—	sol
Polytrichum juniperinum	sp	—	sol	cop_1; 1 %	sol
P. piliferum	—	sol*	cop_1; 4 %	sp	sol
Ceratodon purpureus	—	—	—	—	sol
Лишайники	9; 90 %	10; 80—85 %	9; 85 %	11; 90 %	10; 85 %
Cladina arbuscula	cop_3; 70 %	cop_3; 45 %	soc; 75 %	cop_3—soc; 70 %	cop_3; 50 %
C. rangiferina	sp—cop_1; 3 %	cop_2; 15 %	sp—cop_1; 1—2 %	cop_1; 10 %	cop_2; 20—25 %
C. stellaris	sp—cop_1; 2 %	cop_1; 10 %	sp	cop_1; 12 %	cop_1; 7—8 %
Cladonia coccifera	un—sol	—	sol	sol	—
C. cornuta	sol	sp	—	sol	sol
C. crispata	sp—sol	sol	sp	sol—sp	sol
C. deformis	—	sol	sol	sp	sol—sp
C. fimbriata	—	sol*	—	—	sol
C. furcata	—	—	sol	sol	—
C. gracilis	sp	sol	sol	sp	sol
C. uncialis	sol	cop_1; 2—3 %	sp—cop_1; 2 %	cop_1; 7 %	cop_1; 5 %
C. verticullata aff.	—	—	—	—	sol
Cetraria odontella	—	sol	—	—	—
Травяно-кустарничковый покров	4; 15 %	6; 10 %	6; 5 %	4; 5 %	5; 3 %
Vaccinium vitis-idaea	cop_1; 10 %	cop_1; 10 %	cop_1; 3 %	cop_1; 2—3 %	cop_1; 2—3 %
V. myrtillus	—	—	sol	sol	sol
Arctostaphylos uva-ursi	cop_1; 1—2 %	sol	—	—	—
Calamagrostis epigeios	—	sol*	cop_1; 1—2 %	cop_1; 1—2 %	sp—sol
Carex ericetorum	sol*	sol*	—	—	—
Empetrum nigrum subsp. *subholarcticum*	—	sol*	sol	sol	sol
Festuca ovina s. l.	sol	sol*	—	—	—
Ledum palustre	—	—	sol	—	un cum*
Lycopodium clavatum	—	—	sol	—	—
Подлесок	Отсутствует	Отсутствует	1*	1*	1*
Salix caprea	—	—	sol; 3 м*	un; 5 м*	un; 4.55 м*
Подрост	1; 0.1*	1; 0.1	3; 0.3	4; 0.6	5; 0.6
Pinus sylvestris	cop_1; 0.3—0.4 м*	cop_1; 0.25—1.1 м	cop_2 (0.2); 1—2.5 м	cop_2 (0.4); 4.5—5.0 м	cop_{1-2} (0.4—0.5); до 6.7 м

Ярусы, виды	Описание 91 (пл. 7 — контроль)		Описание 133 (пл. 5 — сплошная рубка)		
Дата	31 VII 1978	18 VI 1993	26 VI 1979	1 VIII 1986	18 VI 1993
Год после рубки	—	—	15-й	22-й	29-й
Pinus sibirica	—	—	—	—	sol; 0.05 м
Populus tremula	—	—	cop_1 (0.1); 0.5—1.3 м	cop_{1-2} (0.2); 0.8—1.4 м	cop_1 (0.2); до 1.35 м
Betula platyphylla	—	—	—	sol; 3 м	un; 3.45 м
B. alba s. l.	—	—	cop_1 (<0.1); 3—4 м	un; 3.5 м	un; 4м
Древостой	10С; 0.6	10С; 0.7	Единично*	Единично*	Единично*
Pinus sylvestris	27/52.5 см; 12/14 м	26/33 см; 17.5/20.5 м	18/25 см; 18/25 м	30 см; 19 м*	30.5 см; 19 м*
Larix sibirica	—	—	32 см; 22 м*	32 см; 22 м*	32.5 см; 22 м*
Эпифиты	6; sp	7; sp	2; sol	6; sp	11; cop_1
Alectoria nidulans aff.	sp	sol	—	—	sol
A. chalybeiformis	—	sp—cop_1	—	—	—
Cetraria pinastri	sp	sp	sp	sp—cop_1	sp—cop_1
C. sepincola	—	—	—	sol	—
Cladonia parasitica	—	sol—un	sol	sp	sp—sol
C. bacilliformis	—	—	—	—	sol
Evernia esorediosa	sol	—	—	—	sol
Parmeliopsis ambigua	sp	sp	—	sp	sp—cop_1
P. aleurites	sp	sol	—	sol—sp	sp
Parmelia physoides	sol	sol	—	—	sp
P. olivacea	—	—	—	sol	sp
P. sulcata	—	—	—	—	sp—cop_1*
Usnea hirta	—	—	—	—	sol

контрольных осинок не увеличилась, а даже уменьшилась. Обилие ее сохраняется примерно на одном уровне. Обилие березы к 1993 г. резко снизилось.

Эпифитов в контроле 6—7 видов. На вырубке они вначале почти исчезают; с годами их видовой состав и обилие закономерно увеличиваются (с 2 видов в 1979 г. с обилием sol до 11 видов в 1993 г. с обилием cop_1).

Вырубка 1956—1957 гг. (табл. 4)

Рубка велась на левом берегу Енисея примерно в 1 км выше с. Зотино напротив островов Проклятых: на основной территории — сплошная, по ее окраинам — выборочная. Возраст вырубки — 37—38 лет; наблюдения за участком выборочной рубки (пл. 1) ведутся с 1977 г. (17 лет), за участком сплошной рубки (пл. 24) — с 1992 г. (2 года).

Почва на выборочной вырубке (пл. 1) — подзол песчаный иллювиально-гумусово-железистый поверхностно-оподзоленный на песчаном речном аллювии: O_1, A_1 — 0—1 см, фрагментарны, слабо выражены; E — 1—4, маломощный, но со всеми признаками элювиального горизонта, белесо-светло-серый, рыхлый, среднезернистый песок, отмытый от железистых пленочек; B_{hf} — 4—15, коричневато-рыжий, сильно гумусированный песок, уплотнен; BC — 39—57, песчаный; C — с 57 см, желтовато-белесые прослои мелкозернистого песка (речной аллювий). Почва сплошной вырубки на этой же террасе имеет аналогичные характеристики: O_2—A_1 — 0—1 см, E — 3—5, EB_{hf} — 5—20, B_{hf} — 20—45, C — 45—60.

Почва в контроле — песчаный подзол иллювиально-железистый мелкоподзолистый на древнем песчаном аллювии: O_1, A_1 — 0—1 см, выражены слабо; E — 1—15, пепельно-серый, рыхлый,

ТАБЛИЦА 4

Динамика растительности на площадках 3, 1 и 24, вырубка 1956—1957 гг. (окр. с. Зотино у островов Проклятых)

Ярусы, виды	Описание 93 (пл. 3 — контроль)		Описание 20 (пл. 1 — выборочная рубка)			Описание 313 (пл. 23 — сплошная рубка)	
Дата	4 VIII 1978	22 VI 1993	3 VII 1977	3 VIII 1985	22 VI 1993	15 VI 1992	22 VI 1993
Год после рубки	—	—	21-й	29-й	37-й	36-й	37-й
Напочвенный покров	12; 90 %	13; 90—95 %	14; 95—98 %	15; 97 %	17; 90 %	17; до 100 %	17; 95 %
Мхи	4; 13 %	5; 10 %	4; 10—15 %	5; 10 %	5; 15 %	7; 30 %	7; 30—35 %
Pleurozium schreberi	cop_1; 5 %	cop_1; 8—9 %	sp	cop_1; 3—5 %	cop_1; 10 %	cop_2; 18 %	cop_1; 15 %
Dicranum polysetum	sp; 1 %	sp; 1 %	sp—cop_1; 3—5 %	sp—cop_1; 3—5 %	sp; 1 %	cop_1; 10 %	cop_1; 10—15 %
Polytrichum piliferum	cop_1; 3 %	sol—un	sp	cop_1; 1—2 %	sol	sp—sol	sp
P. juniperinum	—	sol	—	sp	sol	sp	sp; 1 %
P. stricrum	—	—	cop_1; 5—7 %	sp*	sol	sol—sp	sol
Pohlia nutans aff.	sol	sol	—	—	—	sol	—
Ptilium crista-castrensis	—	—	—	—	—	sp—sol	sol
Лишайники	8; 80 %	8; 80—85 %	10; 80 %	10; 85 %	12; 75—80 %	10; 70 %	10; 60 %
Cladina arbuscula	cop_3; 50 %	cop_3; 40—50 %	cop_3—soc; 40 %	cop_{1-2}; 23 %	cop_2; 15—20 %	cop_3; 35—40 %	cop_2; 30 %
C. stellaris	sp	sp; 1—2 %	soc; 30—50 %	cop_3; 40—45 %	cop_2; 35 %	cop_1; 10 %	sp; 1—2 %
C. rangiferina	sp	cop_1; 10 %	cop_1; 3 %	cop_1; 5 %	cop_2; 15 %	cop_1; 5—7 %	cop_1; 3 %
Cladonia uncialis	cop_1; 2 %	cop_1; 5 %	cop_1; 3 %	cop_1; 1—3 %	cop_1—sp; 1—3 %	cop_1; 10 %	cop_2; 15—20 %
C. deformis	sp; 3 %	sol	sp	sol—un	sp—sol	sol—sp	sol
C. gracilis	sp	sol	sp	sp	sol	sol	sol
C. cornuta	sp	sol	sp	sp	sol	sp—sol	sol
C. coccifera	sp	—	sp	—	sol	—	—
C. crispata	—	sol	—	sol	sol	sol	sol
C. subulata	—	—	—	sol	—	—	—
C. fimbriata	—	—	—	—	sol	—	—
C verticillata cfr.	—	—	—	—	—	sol	—
C cenotea	—	—	—	—	—	sol	sp
Cetraria islandica s. l.	—	sol	sol—sp*	—	sp—sol	—	—
Peltigera malacea	—	—	sp	sol	sp—sol	—	—

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Ярусы, виды	Описание 93 (пл. 3 — контроль)		Описание 20 (пл. 1 — выборочная рубка)			Описание 313 (пл. 23 — сплошная рубка)	
Дата	4 VIII 1978	22 VI 1993	3 VII 1977	3 VIII 1985	22 VI 1993	15 VI 1992	22 VI 1993
Год после рубки	—	—	21-й	29-й	37-й	36-й	37-й
Травяно-кустарничковый покров	5; 20—40 %	4; 10 %	14; 15 %	10; 15—20 %	9; 10—20 %	2; 5—7 %	5; 10 %
Vaccinium vitis-idaea	cop_2; 25—30 %	cop_1; 5 %	cop_1; 5 %	cop_1; 5—7 %	cop_1; 5 %	sp; 1 %	cop_1; 5—7 %
V. uliginosum	sol	—	—	—	—	—	—
Empetrum nigrum subsp. *subholarcticum*	sp	sol; 1—2 %	cop_1; 1 %	cop_1; 5—6 %	cop_1; 2—3 %	cop_1; 2—3 %	cop_1; 1—2 %
Calamagrostis epigeios	sol	sol	sol	sol	sol	—	—
Carex ericetorum	un	—	—	sol—sp	sol	—	sol
Festuca ovina s. l.	—	—	sp	sp	sp	—	—
F. rubra	—	—	sol	—	—	—	—
Arctostaphylos uva-ursi	—	—	sp	cop_1; 5—7 %	sp; 1 %	—	sol
Antennaria dioica	—	—	sp	sol	sol	—	—
Campanula rotundifolia	—	—	sp	—	—	—	sol
Hieracium umbellatum subsp. *linarifolium*	—	—	sp—sol	sol	sol	—	—
Solidago dahurica	—	—	sp	sol	sol	—	—
Pulsatilla patens s. l.	—	—	sol—sp*	sol*	—	—	—
Thymus serpyllum s. l.	—	—	sol—un	—	—	—	—
Dracocephalum nutans	—	—	sol*	—	—	—	—
Подлесок	Отсутствует	Отсутствует	1	1	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует
Rosa acicularis	—	—	sol; 0.5 м	—	—	—	—
Sorbus sibirica	—	—	—	un; 0.3 м	—	—	—

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Ярусы, виды	Описание 93 (пл. 3 — контроль)		Описание 20 (пл. 1 — выборочная рубка)			Описание 313 (пл. 23 — сплошная рубка)	
Дата	4 VIII 1978	22 VI 1993	3 VII 1977	3 VIII 1985	22 VI 1993	15 VI 1992	22 VI 1993
Год после рубки	—	—	21-й	29-й	37-й	36-й	37-й
Подрост	3; 0.1	3; 0.1	2; 0.1—0.2	1; 0.3	2; < 0.1	Отсутствует	1
Pinus sylvestris	cop$_1$; 0.4—2 м	cop$_1$; 0.4—5.2 м	cop$_1$; 0.5—3 м	cop$_1$; 0.2 (5.2) м	sp; до 1.14 м	Выход в древостой	Выход в древостой
P. sibirica	un; 0.2 м	sol; 0.5 м	—	—	sol; 0.07 м	—	un; 0.05 м
Betula platyphylla	un; 0.56 м	un; 0.58 м	sol—un; 3.5 м	Выход в древостой	Выход в древостой	Выход в древостой	Выход в древостой
Древостой	10С; 0.3—0.4	10С; 0.5	10С; 0.2—0.3	10С+Б; 0.5	10С+Б; 0.5	10С+Б; 0.6	10С+Б; 0.7
Pinus sylvestris	33/65 см; 14/16 м	34/65 см; 19/21 м	18/30 см; 12/17 м	20/31.5 см; 12/18 м	20/33.5 см; 10/20 м	5/11 см; 6/9.5 м	5/11 см; 6/9.5 м
Betula platyphylla	—	—	—	5.7 см; 6.3 м*	5.8 см; 8 м*	5.6 см; 6.1 м*	5.7 см; 6.2 м*
Эпифиты	5; sol—sp	11; sp	7; sp	10; sol—sp	13; sp—cop$_1$	13; sp	12; sp
Cetraria pinastri	sp	sp	sp	sp	sp	sp	sp
Parmeliopsis ambigua	sp	sp	—	sol	sp	sp—cop$_1$	sp
P. aleurites	sol	sp	—	sol	sp	sp	sol
P. pallescens	—	—	—	—	sol	sol	—
Parmelia physodes	sp	sp	sp	sol—sp	sp—sol	sp—sol	—
Bryoria sp.	sol	sol	—	—	—	—	—
Alectoria nidulans	—	sp	sp	sol	sp—cop$_1$	sol	sp
A. chalybeiformis cfr.	—	sol	sp	—	sol	—	—
Cladonia parasitica	—	sp	—	—	sol	—	sp—sol
Ptilidium pulcherrimum	—	sol—sp	—	—	—	—	—
Usnea hirta	—	sol	—	sol	sol	sol	sol
Cetraria sepincola	—	sol	sp	—	sp—sol	sp	sol—sp
Evernia esorediosa	—	sol	—	—	sol	sp	sol
E. thamnodes	—	—	sp	sp	sp	sp	sp
Parmelia olivacea	—	—	sp	sp	cop$_1$	sp	cop$_1$
P. sp.	—	—	—	sol—sp	—	—	—
P. sulcata	—	—	—	—	sol	sol	—
Cladonia coniocraea	—	—	—	—	—	sol	—

мелкозернистый песок; $EB_f + B_{Fe}$ — 15—37, охристо-желтые, плотноватые, переходят в плотный иллювиальный B_{Fe} (35—55) из сцементированного песка ярко-охристого цвета с Fe-Mn конкрециями до 2 мм. За B_fC (55—70) следует C из среднезернистого песка.

ОПП мхов составляет 10—15 %, но при сплошной рубке после превращения подроста в загущенный молодой древостой оно повышается до 30—35 %; в контроле оно составляет 10—15 %, т. е. со временем ОПП мхов возвращается к исходному уровню. То же наблюдается и с численностью видов: в контроле и на вырубке с выборочной рубкой — 4—5 видов, в загущенном древостое после сплошной рубки — 7 видов (табл. 4).

ОПП лишайников в среднем составляет от 80 до 85 %; в загущенном древостое сплошной вырубки оно уменьшается до 60—70 % (при одновременном возрастании ОПП мхов) при числе видов 10. Оптимум развития напочвенных лишайников как по высоте (7—8 см), так и по числу видов (до 12) наблюдается в условиях выборочной рубки 38-летнего возраста. В нерубленном бору число их ниже — до 8. Бо́льшая их часть постоянна и в контроле, и на вырубке. Вновь появляющиеся на вырубках *Cetraria islandica*, *Peltigera malacea* и др. в контроле отсутствуют.

ОПП травяно-кустарничкового покрова сильно варьирует по годам: видимо, это флуктуации, зависящие от условий разных лет. ОПП минимально в загущенном молодом бору по сплошной вырубке — 5—7 %. Слабо выраженный максимум намечается на вырубке после выборочной рубки на 30-м году — 15—20 %. В контроле регистрировалось ОПП до 20—40 % при числе видов до 5. Эти виды почти постоянны и в контроле, и на вырубках: брусника, *Empetrum nigrum* subsp. *subholarcticum* (V. Vassil.) Kuv., *Calamagrostis epigeios*, *Carex ericetorum*. Максимальное число видов (14) отмечено на вырубке после выборочной рубки на 21-м году. Для осветленных сообществ на этих вырубках характерны временные виды, особенно толокнянка и *Calamagrostis epigeios*. Толокнянка — одно из важнейших лекарственных растений, считающееся боровым, но оно связано преимущественно со старыми вырубками и при смыкании древостоя исчезает. Это очень важно при планировании заготовок толокнянки, что отмечалось В. Ф. Сотник (1969). Обилие вейника наземного в сомкнутых борах сильно уменьшается, однако он удерживается в них в вегетирующем состоянии.

Растения подлеска — *Sorbus sibirica*, *Rosa acicularis* — очень быстро исчезают (табл. 4). В подросте отмечено 3 вида, 2 из них — *Pinus sibirica* и *Betula platyphylla* — редки и недолговечны. Сомкнутость подроста основной породы — сосны — в контроле, представляющем собой достаточно типичный лишайниковый бор, составляет 0.1; на выборочной вырубке она возрастает через 30 лет до 0.3. Гораздо интенсивнее развивается подрост при сплошной рубке: к 1993 г. он превратился в 1-ярусный древостой, практически чистый, с сомкнутостью до 0.7.

Эпифитов в контроле отмечено от 5 до 11 видов. На вырубках через 22 года после выборочной рубки зарегистрировано 7 видов; их численность равномерно повышалась — до 13 видов в 1993 г.

Заключение

За 20 лет существования наблюдаемых вырубок изменения подгоризонтов O и A_1 в почвах почти не выражены. Мощность элювиального горизонта E на вырубках явно меньше (рис. 3), видимо, из-за резкого снижения транспирации и поднятия грунтовой влаги, подтягивающей растворимое железо из горизонта B_1. Вследствие этого нижняя часть горизонта E визуально диагносцируется как переходный горизонт EB_f. Другая причина снижения мощности E на вырубках — уменьшение кислого опада, приносящего в почву фульватные и гуматные

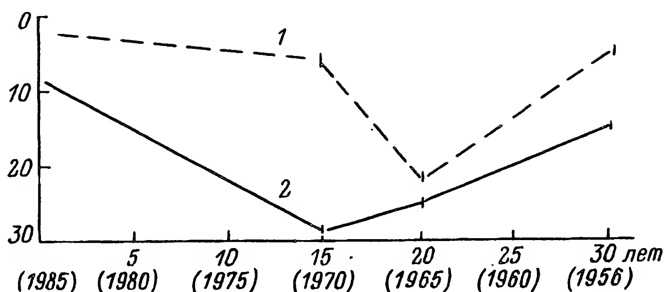


Рис. 3. Нижняя граница элювиального (подзолистого) горизонта Е.

1 — на вырубках; *2* — под пологом леса (контроль). По оси абсцисс — возраст вырубки, лет (в скобках приведены годы рубок); по оси ординат — глубина почвенного разреза, см.

кислоты. По тем же причинам мощность иллювиального горизонта B_1 на вырубках меньше, чем в контроле: он менее выражен, цвет его не столь насыщен, конкреции Fe и Mn редки.

Для напочвенного покрова характерны повышение числа видов и увеличение ОПП мхов: в типичных условиях максимум наблюдается через 10 лет и более после рубки (ОПП до 25 % при 1—2 % в контроле, число видов — до 7 при 2—3 в контроле). Некоторые виды мхов на вырубках появляются в качестве временных, характерных только для очередной стадии сукцессии (*Pohlia nutans* aff., *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum alpestre*). Одновременно снижаются ОПП (до 40—60 %), а также число видов лишайников. Видимо, это связано как с нарушениями почвенного покрова, так и с увеличением влажности почвы из-за прекращения транспирации древостоя. В дальнейшем роли меняются: ОПП мхов уменьшается (но число видов может увеличиваться), ОПП лишайников увеличивается и к 15—17 годам после рубки достигает значений контроля (80—90 %). При этом число видов напочвенных лишайников на старых вырубках увеличивается (до 12) по сравнению не только с таковыми на молодых вырубках, но и с контролем. Это происходит, как и в случае со мхами, за счет появления временных видов — *Peltigera* sp. sp., *Cetraria* sp. sp. и некоторых видов *Cladonia*. Можно считать, что для восстановления напочвенного покрова лишайниковых боров при сегодняшних способах рубки требуется 15—17(20) лет.

Менее четко выражены сроки в динамике травяно-кустарничкового покрова. В контроле единственный доминант с существенным покрытием — брусника. В начальные годы после рубки наблюдается бурное развитие трав, видимо, за счет почвенного семенного банка (*Calamagrostis epigeios*, *Chamerion angustifolium*, *Carex ericetorum* и др.) нередко с участием толокнянки. ОПП может возрастать до 20—25 %, однако далее оно, а также и число видов травяно-кустарничкового покрова начинают стремительно убывать в зависимости от характера экотопа через 7—20 лет. Определяющую роль здесь играет угнетение подроста *Pinus sylvestris*. Но даже через 30 лет после вырубки травяно-кустарничковый покров не идентичен таковому в контроле: наибольшее сходство отмечено при последних наблюдениях на 38-м году после рубки (вырубка 1956—1957 гг.).

Для подлеска характерно только появление *Salix caprea*, исчезающего в зрелых беломошниках.

Состав подроста определяется свойствами почвы, и прежде всего ее влажностью. При более высокой влажности в подросте насчитывается до 5 видов, но ведущей породой на вырубках лишайниковых боров всегда является сосна, ее сопровождают *Populus tremula* и береза, чаще — *Betula alba* L. Мелколиственные породы на молодых вырубках могут преобладать и по обилию, и по высоте. Но после 20 лет вследствие объедания лосем, из-за обмерзания частей, возвышающихся над снежным покровом, и из-за угнетающего действия сосны они

оказываются во 2 ярусе подроста и постепенно исчезают. На самых сухих вырубках сосна — практически единственная порода. Рост сосны стремительный: средний по всем замерам линейный годичный прирост в высоту — 0.25 м. Прирост осины, березы и др., напротив, с годами замедляется, и они вытесняются сосной к 15—30 годам после рубки; в молодом древостое, кроме сосны, остаются лишь единичные березы. Смыкание подроста до 0.4—0.6 отмечено на 22—23-летних вырубках; после 35 лет это уже молодой, загущенный до 0.7 (0.8), практически чистый древостой сосны с диаметром ствола 5—11 см, высотой 6 (9.5) м.

Эпифитная флора, представленная здесь только лишайниками, в первые годы после рубки исчезает почти полностью (это один из самых чутких индикаторов антропогенных воздействий). Она восстанавливается наиболее медленно. По числу видов и обилию синузия эпифитов достигает показателей контроля к 22—23 годам, а к 28—30 годам после рубки ее можно считать полностью восстановившейся, причем обилие и число видов эпифитов могут быть даже несколько больше, чем в контроле, за счет ряда видов пармелий (*Parmelia olivacea*, *P. sulcata* и др.), *Usnea hirta* и т. п.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.—Л., 1961. 715 с.

Буторина Т. Н. Биоклиматическое районирование Красноярского края. Новосибирск, 1979. 231 с.

Елизарьева М. Ф. Ботанико-географическое районирование левобережья р. Енисей (в пределах таежной зоны) // Уч. зап. Красноярского ГПИ. 1963а. Т. 24. Вып. 6. С. 74—102.

Елизарьева М. Ф. Краткий очерк растительности низовьев р. Дубчес (левого притока р. Енисей) // Там же. 1963б. С. 39—54.

Елизарьева М. Ф. Схема ботанико-географического районирования восточной окраины Западно-Сибирской низменности (в пределах таежной зоны) // Изв. Томского отд. ВБО. 1964. Т. 5. С. 13—30.

Климатологический справочник СССР. Вып. 21. Красноярский край и Тувинская автономная область. М.—Л.—Красноярск, 1949—1968.

Лащинский Н. Н. Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. Новосибирск, 1981. 272 с.

Любимова Е. Л. Растительный покров // Средняя Сибирь. М., 1964. С. 226—276.

Мелехов И. С. К типологии концентрированных вырубок в связи с изменениями в напочвенном покрове // Концентрированные рубки в лесах Севера. М., 1954. С. 110—125.

Мелехов И. С. Основы типологии вырубок // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск, 1959. С. 5—33.

Определитель лишайников СССР. Вып. 1—5. Л., 1971—1978.

Сотник В. Ф. Ресурсы толокнянки в европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1969. 17 с.

Сочава В. Б. Лиственничные леса // Растительный покров СССР. М.—Л., 1956а. Т. 1. С. 249—318.

Сочава В. Б. Темнохвойные леса // Там же. 1956б. С. 139—216.

Томин М. П. Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР. Минск, 1937. 312 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Zobel M. Changes in pine forest communities after clear-cutting: a comparison of two edaphic gradients // Ann. Bot. Fenn. 1933. Vol. 30. N 2. P. 131—137.

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова
Москва

Получено 21 IV 1994

SUMMARY

The areas of lichen pine forests which were felled in 1985, 1970, 1965, 1956—1957 were investigated. The principal observations are conducted starting from 1977. At first, the importance of mosses in the ground vegetation increases, while the importance of lichens decreases. The ground vegetation recovers in 15—17 (20) years. During the first years after felling intensive development of grasses and *Arctostaphylos uva-ursi* L. occurs. Regrowth — mainly pine *Pinus sylvestris* L. — develops intensively (annual height growth is 0.25 m). Closing up of crowns up to 0.4—0.6 occurs in 22—23 years. In 35 years pine saplings have the canopy density 0.7 (0.8); average diameter 5—11 cm, and height — 6—9.5 m. Epiphytes almost disappear in first years; and they recover in 28—30 years.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.948.2

Т. Н. Попова

О ЛЕКТОТИПИФИКАЦИИ *LYCOPSIS ECHIOIDES* (*BORAGINACEAE*)

T. N. POPOVA. ON THE LECTOTYPIFICATION OF *LYCOPSIS ECHIOIDES* (*BORAGINACEAE*)

Обсуждается лектотипификация *Lycopsis echioides*, принятая J. Edmondson (1977). Отвергается принятый им за лектотип вида образец из Испании, относящийся к *Nonea ventricosa*. Подтверждается правильность лектотипификации *Lycopsis echioides* цитируемым в протологе гербарным образцом П. Турнефора, что позволяет сохранить название *Arnebia echioides*, приоритетное для *A. pulchra*.

В ботанической литературе, посвященной флоре и растительности Кавказа, довольно широко используется название *Macrotomia echioides* (L.) DC. (*Boraginaceae*), базионимом которого является линнеевский вид *Lycopsis echioides* L. J. Edmondson (1977), изучив гербарные материалы и архивы К. Линнея, обнаружил, что гербарный образец, хранящийся в материалах Линнея и подписанный его сыном как *L. echioides*, на самом деле относится к виду рода *Nonea*, что было удостоверено в дальнейшем ботаниками Wikström и C. Lindman (in herb.). Однако в данном роде название не может быть использовано, так как это приведет к путанице и должно быть отвергнуто (см. далее). Edmondson объединяет роды *Macrotomia* и *Arnebia*, предлагая при этом использовать в качестве базионима рассматриваемого нами вида (*Macrotomia echioides*) более позднее название *Lycopsis pulchra* Willd. ex Roem. et Schult. при перенесении этого вида в род *Arnebia*: *A. pulchra* (Willd. ex Roem. et Schult.) Edmondson.

Таким образом, название, данное Линнеем, устраняется из использования в ботанической номенклатуре для принятых видов, что не соответствует современной тенденции сохранения линнеевских названий. Рассмотрим аргументы Edmondson (1977) подробно.

Lycopsis echioides L. 1762, Sp. pl. ed. 2, 1 : 199 опубликован со следующим диагнозом.

«Lycopsis foliis lanceolatis hirsutis, caule ramosissimo erecto, floribus secundis sessilibus. ♃

Echioides orientale, buglossi folio, flore luteo maculis atropurpureis notato. Tournef. cor. 47. Buxb. cent. 1. p. 1. t. 1. Habitat in America. ♃».

На полях эпитет «*Echioides*», напечатанный с большой буквы, также не оставляет сомнений в том, что Линней принимал монотипный род *Echioides* Tourn. 1703, Corollarium, p. 47 тождественным описываемому им виду. Характерные признаки цветка, отмеченные П. Турнефором (черно-фиолетовые пятна на отгибе венчика), делают бесспорной идентификацию этого вида бурачниковых, довольно широко распространенного в верхнем горном и субальпийском поясах Кавказа, Малой Азии (Анатолии) и северного Ирана.

Гербарный образец Турнефора («Echioides cappadocica Buglossi folio, flore luteo»; P — Tourn. 601; Edmondson, 1977) происходит из восточной Турции и хранится в Париже. Указание Линнея «Habitat in America» является обычной для этого издания типографской опечаткой в слове «Armenia», на что уже в

1835 г. указал H. Richter (Edmondson, 1977). Многие ботаники, принимая видовой эпитет Линнея «echioides», помещали этот вид в различные роды: *Lycopsis* L., *Echioides* Ortega, *Nonea* Medicus, *Anchusa* L., *Arnebia* Forsk., *Munbya* Boiss., *Aipyanthus* Stev., *Macrotomia* DC. Все они, начиная с М. Биберштейна, относившего его к роду *Anchusa* (*A. echioides* (L.) Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 123), в качестве базионима цитировали материалы Турнефора, что можно рассматривать как неявный выбор лектотипа вида. Формально же признал в качестве типа (точнее, лектотипа) *Macrotomia echioides* образец Турнефора М. Г. Попов (1953 : 173): «Описан из Армении. Тип в Париже».

Edmondson при подготовке обработки рода *Arnebia* для флоры Турции обратил внимание на неточности в диагнозе *L. echioides* Линнея, а именно на то, что указание «caule ramosissimo» не соответствует растению, изображенному на цитируемой им таблице J. Buxbaum, а также признакам описанного Турнефором растения, у которого разветвление наблюдается только в области соцветия.

Проведя обширные исследования в архивах и гербарии Линнея в Лондоне и изучив фотоматериалы из Стокгольма, Edmondson пришел к заключению, что протолог *L. echioides* составлен Линнеем на основе изучения разнородных источников — материалов Турнефора и гербарных образцов, относящихся к другому виду. Edmondson делает предположение, что основой собственного диагноза Линнея послужило растение, собранное P. Löfling в Испании и присланное Линнею в 1753 г. Этот образец, хранящийся в Стокгольме в линнеевском гербарии (Herb. Alstroemerii, N 71/1 in Herb. S., Rikmuseum, Stockholm), Edmondson принял в качестве лектотипа *L. echioides*, игнорируя уже сделанный ранее выбор лектотипа. Однако это растение принадлежит роду *Nonea*, т. е. не идентично растению Турнефора, ввиду чего Edmondson предлагает для него более позднее название *Arnebia pulchra* (Willd. ex Roem. et Schult.) Edmondson. В то же время и законное, по мнению Edmondson, название *L. echioides* при переносе его в род *Nonea* не может быть сохранено, так как первоначально комбинация *Nonea echioides* (L.) Roem. et Schult. была сделана ее авторами также на основе материалов Турнефора как типовых. Поскольку комбинация эта отвергается, в роде *Nonea* законным принимается название *N. ventricosa* (Sibth. et Sm.) Griseb.

Посмотрим, однако, указал ли Линней признаки растения из Испании в своем диагнозе *L. echioides*? Таких доказательств нет: 1) нет ссылки на происхождение вида из Испании (только из Армении); 2) описываемое растение признано Линнеем многолетником, а *Nonea ventricosa* — однолетнее растение; 3) стебель описан им как прямостоячий, в то время как надпись, признаваемая Edmondson как принадлежащая Линнею на этикетке образца из Испании, содержит иные признаки: «*Lycopsis* procumbens, foliis integerrimis, calycibus frustus inflatus, Loefl. epist. 1953. maj. 14».

Таким образом, хотя Линней изучал описываемый образец, но он не цитировал его под названием *L. echioides* и не дополнил диагноз описанием чашечки, находящейся в стадии плодоношения. Поскольку лектотип должен избираться из материала, цитируемого автором вида, мы придерживаемся выбора, сделанного предшествующими ботаниками (формально принятого Поповым (1953)), и считаем типом *L. echioides* образец Турнефора, хранящийся в Париже.

Как уже указывалось, родовая принадлежность *L. echioides* менялась неоднократно. В последнее время принято объединять роды *Arnebia* и *Macrotomia*, при этом подчеркивается своеобразие *A. echioides*, особенно по палиноморфологическим признакам (Huynh, 1971). Неоднократно были предприняты попытки выделения этого вида в монотипный род *Aipyanthus* или *Huynhia* Greuter.

Принимая род *Arnebia* в широком понимании, считаем полезным привести основные синонимы *A. echioides*.

Arnebia echioides (L.) DC. 1946, Prodr. 10 : 96. — *Lycopsis echioides* L. 1762, Sp. pl. ed. 2, 1 : 199. — *L. pulchra* Willd. ex Roem. et Schult. 1819, Syst. 4 : 756. —

Arnebia pulchra (Willd. ex Roem. et Schult.) Edmondson, 1977, Willdenowia, 8, 1 : 33; id. 1978, Fl. Turk. 6 : 311. — *Aipyanthus echioides* (L.) Stev. 1851, Bull. Soc. Nat. Moscou, 24 : 599. — *A. pulcher* (Willd. ex Roem. et Schult.) E. Avetissjan, 1980, Фл. Армении, 7 : 200. — *Huynhia pulchra* (Willd. ex Roem. et Schult.) Greuter et Burdet, 1981, Willdenowia, 11, 1 : 37. — *Macrotomia echioides* (L.) Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 211; М. Попов, 1953, Фл. СССР, 19 : 172.

Lectotypus (Попов, 1953): «Echioides cappadocica Buglossi folio flore luteo». Hb. Tournefort, Paris (P — Tourn. 601).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Попов М. Г. Род Макротомия — *Macrotomia* DC. // Флора СССР. М.—Л., 1953. Т. 19. С. 167—173.

Edmondson J. The correct name for the prophet flower: *Arnebia pulchra* (*Boraginaceae*) // *Willdenowia. 1977. Bd 8. H. 1. S. 23—36.*

Huynh K.-L. Le pollen du genre *Macrotomia* DC. (*Boraginaceae*) et la position taxonomique particulière du *M. echioides* (L.) Boiss. // Candollea. 1971. Vol. 26. N 1. P. 165—171.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 IV 1995

SUMMARY

The lectotypification of *Lycopsis echioides* L. is discussed. A specimen from Spain (Hb. S, N 71/1, Rikmuseum Stockholm) belonged to *Nonea ventricosa* (Sibth. et Sm.) Griseb. is not a lectotype of *Lycopsis echioides* as Edmondson (1977) had proposen. The lectotypification of *L. echioides* by specimen in Hb. Tournefort (P) (Popov, 1953) is shown to be correct. It permits to preserve the name *Arnebia echioides* (L.) DC. (*Macrotomia echioides* (L.) Boiss.) as the priority one for *A. pulchra* (Willd. ex Roem. et Schult.) Edmondson.

УДК 582.669.26 (571.1/.5) : 581.48

Н. К. Ковтонюк

СТРУКТУРА ПОВЕРХНОСТИ СЕМЯН СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *GASTROLYCHNIS* (*CARYOPHYLLACEAE*) В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ

N. K. KOVTONJUK. STRUCTURE OF SEED SURFACES OF THE *GASTROLYCHNIS* (*CARYOPHYLLACEAE*) SPECIES FROM SIBERIA IN CONNECTION WITH THE SYSTEMATICS

Исследована структура поверхности семян 9 видов *Gastrolychnis* флоры Сибири с помощью сканирующего электронного микроскопа. По типу поверхности семян сибирские виды *Gastrolychnis* делятся на три группы. К первой группе относятся *G. tristis* и *G. saxatilis* с семенами округло-почковидными, без крыловидного окаймления, с хорошо заметными выростами экзотесты — папиллами. Вторая группа представлена 1 видом — *G. brachypetala*, семена которого округлые или округло-почковидные, мелкобугорчатые, без крыловидного окаймления. Третья группа включает в себя 6 видов (*G. gracilis*, *G. apetala*, *G. angustiflora* subsp. *tenella*, *G. involucrata, G. violascens, G. popovii*) с плоскими семенами, с более или менее широким пленчатым крыловидным окаймлением. Эволюция семян *Gastrolychnis* шла, вероятно, в направлении увеличения поверхности клеток экзотесты. Выявленные признаки структуры поверхности семян являются стабильными и позволяют диагностировать группы видов. Для разработки системы рода *Gastrolychnis* желательно исследовать структуру поверхности семян остальных видов рода и близкородственных таксонов.

Небольшой по объему род *Gastrolychnis* (Fenzl) Reichenb. до настоящего времени не может занять определенного места в системе сем. *Caryophyllaceae*.

Ранее отдельные виды его описывались то в составе рода *Lychnis* L., например *L. apetala* L. (Linné, 1753) или *L. tristis* Bunge (Bunge, 1829), то как *Melandrium* Roechl., в частности *M. gracile* Tolm. (Толмачев, 1932), либо в составе рода *Wahlbergella* Fr. как *W. angustiflora* Rupr. (Ruprecht, 1845).

В современной литературе виды рода *Gastrolychnis* чаще рассматривают либо в составе крупного рода *Silene* L. (Chater, Walters, 1964), либо в качестве подрода *Gastrolychnis* рода *Melandrium* (Толмачев, 1936; Лазьков, 1994). Следует отметить, что в более поздней работе «Арктическая флора СССР» А. И. Толмачев рассматривает род *Gastrolychnis* в качестве самостоятельного и справедливо отмечает: «Нам кажется, что весьма естественную группу видов, традиционно относимую к подроду *Gastrolychnis* (*Wahlbergella*) рода *Melandrium*, целесообразнее не включать в состав „рода-гиганта" *Silene*, а выделить в особый род, кстати, давно уже описанный» (Толмачев, Кожанчиков, 1971 : 108).

Прежде проводились морфолого-географическое исследование семян представителей сем. *Caryophyllaceae* (Кожанчиков, 1967, 1968, 1970, 1975) без использования сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), а также анатомо-морфологическое исследование семян родов *Melandrium* s. l. и *Silene* (Федосеев, 1988), изучение морфологии семян рода *Sagina* L. (Crow, 1979) с помощью СЭМ. Авторы этих работ показали эффективность использования признаков структуры поверхности семян *Caryophyllaceae* в качестве диагностических на разных таксономических уровнях.

Материал и методика

На территории Сибири произрастает 9 видов *Gastrolychnis* (Ковтонюк, 1993). У всех 9 видов была исследована структура поверхности семян с помощью СЭМ при разном увеличении (в 20—1000 раз) с целью выявления дополнительных диагностических признаков, имеющих таксономическое значение. Для изучения семена каждого вида брались из нескольких географических точек, в повторности 3—10 шт. из каждой точки; работа проводилась по ранее описанной методике (Ковтонюк, 1987, 1994). Исследования показали, что внутривидовая изменчивость семян в роде *Gastrolychnis* слабо выражена, это позволяет использовать признаки структуры поверхности семян в качестве дополнительных диагностических признаков.

Результаты и их обсуждение

По типу поверхности семян сибирские виды *Gastrolychnis* делятся на три группы.

К первой группе относятся *G. tristis* (Bunge) Czer. и *G. saxatilis* (Turcz.) Peschkova. Семена этих видов коричневые, округло-почковидные, с хорошо выраженными выростами экзотесты — папиллами (Гвинианидзе, Федотова, 1991). У *G. tristis* папиллы с усеченной плоской верхушкой и звездчатым основанием (табл. I, *4—6*), у *G. saxatilis* они пальцевидные, округлые (табл. I, *7—9*). Эти виды по структуре поверхности семян наиболее близки к *Melandrium album* (Mill.) Garcke, у которого папиллы овальные, более или менее усеченные, покрытые тонкими короткими выростами (табл. I, *1—3*). Следует отметить, что в статье Г. Е. Федосеева (1988 : 64—65) ошибочно приводятся данные по семенам *M. triste*, на самом деле эти семена принадлежат какому-то другому виду. С неверным определением гербарного материала по *Gastrolychnis tristis* я столкнулась в гербарии Сырейщикова (MW), откуда, видимо, и были взяты семена для исследования. Эта ошибка, к сожалению, продублировалась в работе

З. И. Гвинианидзе и Т. А. Федотовой (1991), где имелась ссылка на работу Г. Е. Федосеева.

Вторая группа представлена 1 видом — *G. brachypetala* (Hornem.) Tolm. et Kozhanczikov, у которого семена темно-коричневые, округлые или округло-почковидные, мелкобугорчатые, папилл не образуют и окаймления не имеют. Клетки экзотесты продолговатые, слегка выпуклые, стенки клеток с многочисленными выростами, увеличивающими клеточную поверхность (табл. I, *10—12*).

Третья группа включает в себя 6 видов со светло-коричневыми, плоскими, округло-почковидными или ушковидными семенами с более или менее широким полупрозрачным окаймлением. У *G. gracilis* (Tolm.) Czer. семена плоские, почковидные или ушковидные, с нешироким пленчатым окаймлением; клетки экзотесты с 10—13 боковыми выростами (табл. I, *13—15*). Для *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhanczikov характерны округло-почковидные семена с широким окаймлением; клетки экзотесты неправильной формы, с 5—8 тупыми боковыми выростами, составляющими половину ширины клетки (табл. II, *1—3*). У *G. angustiflora* Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhanczikov (табл. II, *4—6*) и у *G. involucrata* (Cham. et Schlecht.) A. et D. Löve (табл. II, *13—15*) семена почковидные, с широким окаймлением, структура поверхности семян у этих видов схожа с таковой у семян *G. gracilis*. У 2 оставшихся видов — *G. violascens* Tolm. (табл. II, *7—9*) и *G. popovii* Peschkova (табл. II, *10—12*) — семена округло-почковидные, с широким окаймлением; клетки экзотесты с 5—8 неглубокими выростами.

Согласно предположениям В. И. Кожанчикова (1970), эволюция семян *Caryophyllaceae* шла в направлении увеличения поверхности семян. На наш взгляд, это увеличение поверхности достигалось несколькими путями — в результате появления папиллообразных выростов (*G. tristis*, *G. saxatilis*), наличия крыловидного окаймления (*G. gracilis*, *G. apetala* и др.) либо увеличения количества боковых выростов клеток экзотесты (*G. brachypetala*). Более широкое исследование структуры поверхности семян всех представителей рода *Gastrolychnis* позволило бы детально разработать систему рода. Предварительно можно отметить, что часть видов тяготеет к роду *Melandrium* (*G. tristis*, *G. saxatilis*); это виды с хорошо выраженными стеблевыми и широколанцетными прикорневыми листьями. Достаточно обособлена третья группа видов с крыловидным окаймлением семян, промежуточное положение занимает *G. brachypetala*.

На основе исследования структуры поверхности семян рода *Gastrolychnis* заманчиво выглядела бы возможность выделить и описать секции внутри рода, но, пока не исследована структура поверхности семян других видов рода *Gastrolychnis*, а также близких родов *Lychnis*, *Silene*, *Elisanthe* (Fenzl) Reichenb., этого, вероятно, делать не стоит.

На стадии обработки материалов и их подготовки к печати настоящая работа получила поддержку в виде стипендии Фонда Дж. Сороса по биологическому разнообразию и гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект 93-04-08000).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гвинианидзе З. И., Федотова Т. А. Семейство *Caryophyllaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1991. Т. 3. С. 59—74.

Ковтонюк Н. К. Род *Luzula* (*Juncaceae*) в Сибири // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 10. С. 1397—1400.

Ковтонюк Н. К. *Gastrolychnis* (Fenzl) Reichenb. — Гастролихнис // Флора Сибири. *Portulacaceae—Ranunculaceae.* Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 75—80.

Ковтонюк Н. К. Структура поверхности семян сибирских *Gypsophila* (*Caryophyllaceae*) в связи с систематикой // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 48—51.

Кожанчиков В. И. Морфологические признаки семян семейства *Caryophyllaceae* и возможные пути их эволюции // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 9. С. 1277—1286.

Кожанчиков В. И. Методика изучения клинальной изменчивости (на примере морфологических признаков семян представителей семейства *Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 7. С. 952—960.

Кожанчиков В. И. Морфолого-географическое исследование семян представителей семейства *Caryophyllaceae* Juss. европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1970. 19 с.

Кожанчиков В. И. Изменчивость морфологических признаков семян представителей семейства *Caryophyllaceae* // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л., 1975. С. 108—128.

Лазьков Г. А. Семейство *Caryophyllaceae* Juss. во флоре Киргизии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1994. 19 с.

Толмачев А. И. К познанию евроазиатских *Melandrium* секции *Wahlbergella* // Тр. Ботанического музея. Л., 1932. Т. 24. С. 251—267.

Толмачев А. И. Дрема — *Melandrium* Roehl. // Флора СССР. М.—Л., 1936. Т. 6. С. 701—726.

Толмачев А. И., Кожанчиков В. И. *Gastrolychnis* (Fenzl) Reichenb. (*Wahlbergella* Fr.) — Дрема // Арктическая флора СССР. Л., 1971. Т. 6. С. 108—116.

Федосеев Г. Е. О морфологических признаках семян *Melandrium sachalinense* (Fr. Schmidt) Kudo и *M. akinfievii* (Schmalh.) Schischkin (*Caryophyllaceae*) // Биол. науки. 1988. № 10. С. 60—65.

Bunge A. A. *Lychnis* DC. // K. Ledebour. Flora Altaica. Berolini, 1829. T. 2. S. 184—188.

Chater A. O., Walters S. M. *Silene* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 158—181.

Crow E. The systematic significance of seed morphology in *Sagina* (*Caryophyllaceae*) under scanning electron microscopy // Brittonia. 1979. Vol. 31. N 1. P. 52—63.

Linné C. Species Plantarum. 1 ed. 1753. 437 p.

Ruprecht F. Flores Samojedorum cisuralensium offert // Beitr. Pflanzenkunde Russ. Reiches. 1845. T. 2. S. 24.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 23 II 1995

SUMMARY

The structure of seed surfaces in 9 Siberian species of *Gastrolychnis* was studied using scanning electron microscopy. Three basic seed types occur in the Siberian species of *Gastrolychnis*. The first one is: rounded-kidney-shaped seeds, without pteriod border but with long papillae (*G. tristis* and *G. saxatilis*). The second one is rounded or kidney-shaped seeds, with small tubercules and without pteriod border (*G. brachypetala*). The third one is flat, kidney-shaped seeds with more or less wide pteriod border (*G. gracilis*, *G. apetala*, *G. angustiflora* subsp. *tenella*, *G. popovii*, *G. involucrata*, *G. violascens*). The evolution of *Gastrolychnis* seeds appears to have proceeded in the direction of the increase of cell exotesta surface. The established features of seed surfaces are stable, and they allow to define groups of the species. For the elaboration of *Gastrolychnis* system the study of the structure of seed surfaces in other species of the genus and in closely related taxa is desirable.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.263

В. М. Андреева

PSEUDODICTYOCOCCUS PYRAMIDALIS — НОВЫЙ РОД И ВИД ИЗ СЕМЕЙСТВА *CHLOROCOCCACEAE* (*CHLOROCOCCALES, CHLOROPHYTA*)

V. M. ANDREYEVA. *PSEUDODICTYOCOCCUS PYRAMIDALIS* — THE NEW GENUS AND SPECIES OF THE *CHLOROCOCCACEAE* (*CHLOROCOCCALES, CHLOROPHYTA*)

Подробно описан новый род *Pseudodictyococcus* из почвенных водорослей сем. *Chlorococcaceae* и дана характеристика 2 составляющих его видов — *P. pyramidalis* и *P. fusisporus*; обсуждаются их сходство и различия.

Из пробы почвы, собранной Н. В. Сдобниковой в дриадовой тундре п-ова Таймыр в 1970 г., была выделена одноклеточная зеленая водоросль, которая оказалась похожей на *Dictyococcus fusisporus* Reisigl (1969), но не идентичной ей. Обе водоросли характеризуются многочисленными массивными хлоропластами без пиреноидов и зооспорами с оболочкой. Таймырская водоросль отличается от водоросли H. Reisigl формой хлоропластов в зрелых вегетативных клетках и постоянным образованием зооспор. *D. fusisporus* размножается преимущественно апланоспорами и очень редко образует зооспоры. Reisigl (1969), описывая вид, отнес его к роду *Dictyococcus* условно, поскольку зооспоры последнего лишены оболочки. В обсуждении, сопровождающем диагноз *D. fusisporus*, он отмечал, что если наличию или отсутствию оболочки у зооспор придавать диагностическое значение на уровне рода, то данная водоросль должна рассматриваться как самостоятельный род.

При современных подходах к разграничению родов у зеленых коккоидных водорослей наличие или отсутствие оболочки у зооспор считается одним из главных родовых признаков. Более того, водоросли с жесткой оболочкой у зооспор выделяются в отдельные семейства или даже класс *Chlamydophyceae* (Ettl, 1981).

С нашей точки зрения, обе рассматриваемые здесь водоросли — оригинальная и описанная Reisigl — суть 2 близких вида, которые должны получить статус самостоятельного рода, изучение и описание которого составляют содержание настоящей статьи.

Материал и методика

Водоросль включена в коллекцию живых культур Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН под номером LABIK 769-1. Монокультура была получена по методу К. В. Квитко (1961), но, несмотря на многочисленные попытки, ее не удалось очистить от сопутствующих грибов и бактерий. Тем не менее водоросль хорошо растет на минеральной жидкой и агаровой среде Болда с одинарным и тройным количеством азота.

Для выявления всех особенностей строения и размножения водоросль выра-

щивалась в жидкой и агаровой (1.6—1.7 % агара) среде Болда с тройным количеством азота — 3 N BBM (Brown, Bold, 1964) при освещении люминесцентными лампами в течение 9—10 ч в сутки (освещенность 2500—3000 лк, температура при освещении 21—25 °С). Наблюдения за культурами велись непрерывно от момента посева в течение 6 мес.

Результаты наблюдений

Молодые клетки, ведущие свое начало от зооспор, обычно имеют эллипсоидную или яйцевидную форму и оболочку с утолщением на месте бывшей папиллы (рис. 1, *3*). Это утолщение, как правило, по мере роста и округления клетки постепенно исчезает, но один конец клетки некоторое время остается свободным от хлоропластов (рис. 1, *4*, *5*). У отдельных клеток утолщение со-

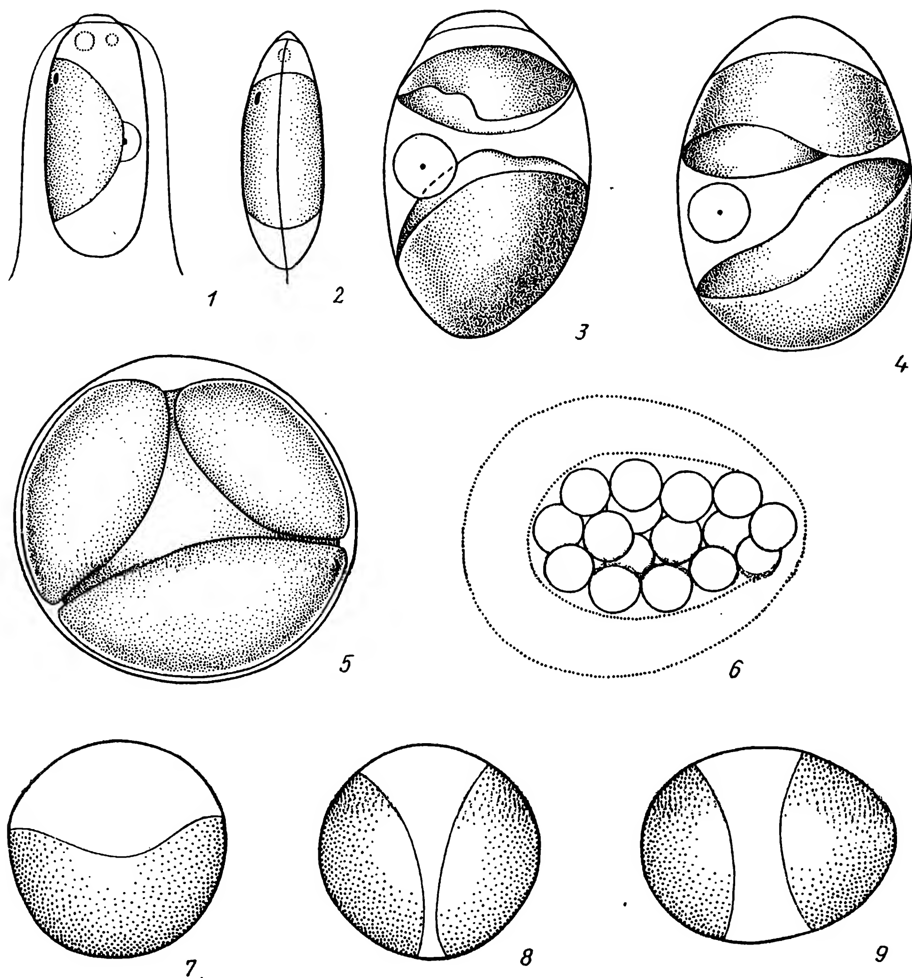
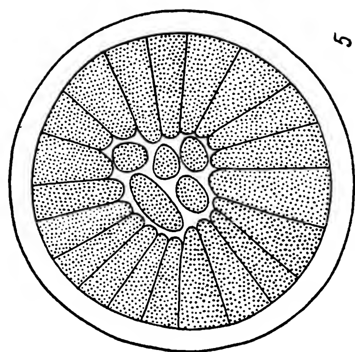
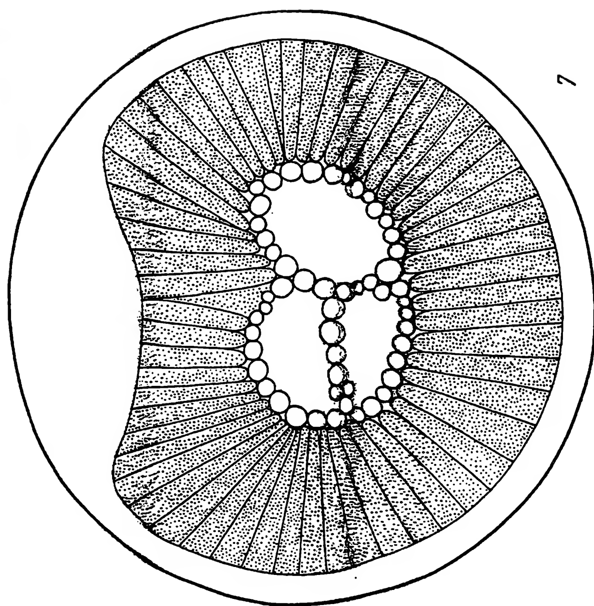
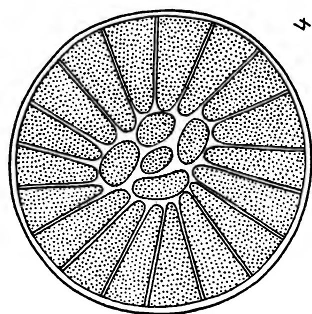


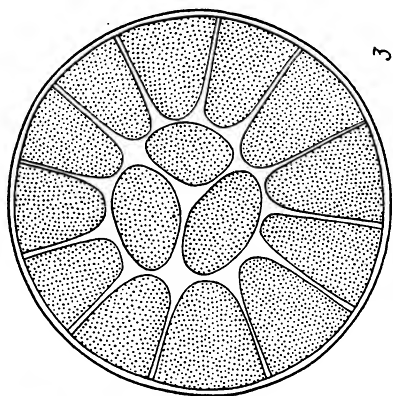
Рис. 1. *Pseudodictyococcus pyramidalis*.

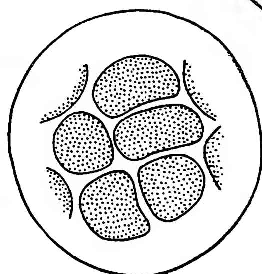
1, *2* — зооспора в двух проекциях; *3* — молодая клетка с папиллой (видно ядро); *4*, *5* — молодые клетки, произошедшие из зооспор, с 2 и 4 хлоропластами; *6* — апланоспорангий с разбухшей ослизненной оболочкой (освобождение апланоспор); *7*—*9* — апланоспоры с 1 и 2 хлоропластами (*1*—*5*, *7*—*9* — увел. ×2500; *6* — увел. ×250).


5


7


4


3


2

храняется достаточно долго. В частности, в молодых культурах у единичных шаровидных клеток, еще не достигших максимальных размеров, можно видеть растянутые, занимающие около 1/4 поверхности оболочки утолщения (около 2—2.5 мкм). Некоторые клетки сохраняют эллипсоидную форму на протяжении всей жизни и превращаются в эллипсоидные спорангии. Размеры эллипсоидных клеток колеблются от 8—9 до 17 мкм дл., 4—14 мкм шир. Основная масса вегетативных клеток в культуре имеет шаровидную форму, размер клеток от 10 до 30, изредка — до 35—45 мкм в диам. Оболочка вегетативных клеток от 0.5 до 1—1.5 мкм толщ. При старении культуры она утолщается равномерно до 5.5 мкм (рис. 2, *5—6*), иногда образует внутренние односторонние утолщения до 8—10 мкм (рис. 2, *7*). Хлоропласты в молодых клетках немногочисленные, только пристенные и сравнительно тонкие. С возрастом клетки они утолщаются, становятся сначала глыбистыми (рис. 2, *1*), расположены постенно и более или менее свободно. Хлоропласты по мере увеличения их числа приобретают вытянутую пирамидальную или конусовидную форму с вершинами, направленными к центру клетки, плотно смыкаются в основании и по бокам (рис. 2, *3*, *4*). Часть хлоропластов обычно перемещается в центральную полость клетки, где они располагаются беспорядочно (рис. 2, *3—6*). Хлоропласты содержат многочисленные мелкие зерна крахмала. В клетках старых культур может накапливаться бесцветное масло в виде мелких или крупных капель (рис. 2, *6*, *7*). Молодые клетки содержат по 1 ядру, которое можно увидеть без окрашивания в световом микроскопе при больших увеличениях (рис. 1, *3*, *4*). По мере роста клетки число ядер увеличивается, и зрелые клетки всегда многоядерные.

В молодых культурах, особенно жидких, водоросль активно продуцирует зооспоры. Вскоре после засева на стенках сосудов по урезу жидкой среды появляются ярко выраженные зеленые кольца, что свидетельствует об образовании зооспор. Срок их появления в молодых культурах зависит от возраста и состояния посевного материала. Образование зооспор легко вызвать в агаровых культурах до 3—4-недельного возраста, если накануне во второй половине дня их залить дистиллированной водой и поместить в темноту. Утром следующего дня в препарате можно наблюдать многочисленные, быстро двигающиеся зооспоры. Их освобождение начинается с активного движения в спорангии и ослизнения внутреннего слоя оболочки последнего. Через короткий промежуток времени от оболочки спорангия остается, видимо, только наружный слой, который выглядит как очень тонкая сплошная линия вокруг зооспор. Спорангий в таком виде становится эластичным, иногда немного увеличивается в размере и постоянно меняет свою форму при продолжающемся движении зооспор. В конечном счете зооспоры, убыстряя движение, легко его разрывают и освобождаются. Остатки разорванной оболочки в световом микроскопе различимы очень слабо. На месте спорангия остается сгусток слизи, который хорошо виден, если в препарат внести немного черной туши. Весь процесс освобождения обычно занимает несколько минут, в то время как свободные зооспоры сохраняют подвижность в течение 2—4 ч. Реже освобождение зооспор происходит путем локального ослизнения и разрыва оболочки. В этом случае спорангии после выхода зооспор сохраняют более или менее шаровидную форму, но быстро разрушаются. В препаратах пустые оболочки спорангиев можно видеть редко.

Часть спорангиев остается с неразорванной оболочкой. Зооспоры в них ак-

---

Рис. 2. *Pseudodictyococcus pyramidalis*.

1, *2* — клетки с глыбистыми хлоропластами (оптическое сечение и вид с поверхности); *3*, *4* — клетки с пирамидальными и конусовидными хлоропластами (оптическое сечение); *5* — клетка из стареющей культуры с равномерно утолщенной оболочкой; *6* — старая клетка с каплями масла; *7* — старая клетка с односторонним внутренним утолщением оболочки и мелкими каплями масла, окружающими вакуоли (увел. ×500).

тивно двигаются в течение 3—4 ч, но не освобождаются и постепенно теряют подвижность.

Зооспорангии по величине не отличаются от вегетативных клеток: в 10—20-дневных культурах их размеры варьируют от 13 до 25 мкм в диам.

Зооспоры образуются обычно по 8—16—32, реже — по 4 или 64. Их длина колеблется, как правило, от 7 до 9 мкм, ширина — от 2.5 до 4 мкм. Зооспоры хламидомонадного типа, т. е. они одеты оболочкой и не меняют свою форму при движении, его замедлении и остановке. Зооспоры дорсивентрального строения: в одной плоскости они почти цилиндрические (рис. 1, *1*), в другой — веретеновидные (рис. 1, *2*), иногда с одной выпуклой и второй почти прямой или слегка вогнутой сторонами. Они снабжены невысокой килевидной папиллой и 2 широко расставленными изоморфными жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры или чуть длиннее его. Обычно хорошо видны 2 передние сократительные вакуоли. Пластинчатые хлоропласты (1 или 2) плотно прилегают к оболочке и, как правило, не доходят до полюсов клетки. В передней части хлоропласта (а если их 2, то у расположенного в передней части зооспоры) видна небольшая продолговатая светло-красная стигма; 1 ядро расположено в средней части клетки и нередко хорошо видно в световом микроскопе. После остановки зооспор жгутики втягиваются. Сократительные вакуоли некоторое время продолжают пульсировать, затем исчезают. Папилла сохраняется, у молодых клеток она имеет вид однополярного утолщения (рис. 1, *3*).

Наряду с зооспорами водоросль образует и апланоспоры, а при старении культур она переходит к размножению только апланоспорами. Последние образуются в таком же количестве, как и зооспоры, т. е. по 4—8—16—32—64. Апланоспорангии обычно шаровидные, от 14 до 35 мкм в диам., реже эллипсоидные, около 20 мкм дл., 14—15 мкм шир. Число апланоспор зависит от величины материнской клетки. Так, в шаровидных спорангиях размером 14—15 мкм возникает по 4—8 апланоспор, в спорангиях размером 19—20 мкм — по 16—32, а в более крупных — по 32—64 апланоспоры. Освобождение апланоспор в относительно молодых культурах чаще осуществляется путем постепенного разбухания, ослизнения и растворения оболочки спорангия. Первоначально плотно прилегающие друг к другу апланоспоры в силу взаимного сдавливания имеют неправильную форму. По мере разбухания оболочки и следующего за этим расширения спорангия апланоспоры располагаются в нем свободнее и принимают более или менее правильную шаровидную или эллипсоидную форму. В стареющих культурах (возрастом около 1.5 мес. и старше) апланоспоры обычно имеют почти правильную шаровидную, реже слабоэллипсоидную форму и чаще освобождаются путем локального ослизнения и разрыва оболочки спорангия. Размеры апланоспор зависят как от величины материнской клетки, так и от их числа и варьируют у шаровидных от 4 до 8 мкм в диам., у эллипсоидных — от 5 до 7 мкм дл., от 3 до 4 мкм шир. В стареющих культурах апланоспоры могут задерживаться в материнской оболочке, их размер может достигать 10—13 мкм. Освобождаясь, они часто остаются соединенными в группы. Апланоспоры содержат по 1—2 тонких пристенных хлоропласта, ядро у них без специальной обработки не просматривается (рис. 1, *7—9*).

Обсуждение

Изученная водоросль была первоначально обнаружена в накопительной культуре среди всей совокупности водорослей, выросших из почвенного образца с п-ова Таймыр. По размерам и строению вегетативных клеток, и прежде всего по форме хлоропластов, она напоминала *Muriella magna* Fritsch et John (1942). Именно так она вначале и была идентифицирована. После изоляции водоросли у нее были обнаружены зооспоры хламидомонадного типа, тогда как род

Muriella, как известно, относится к автоспоровым водорослям. Стало очевидно, что данная водоросль принадлежит к группе коккоидных зооспорообразующих водорослей. Однако 2 известных рода — *Bracteacoccus* Tereg и *Dictyococcus* Gerneck (с многочисленными хлоропластами без пиреноидов), ранее относившихся к сем. *Chlorococcaceae*, имеют голые (лишенные оболочки) зооспоры со жгутиками слегка разной длины. Поэтому теперь оба рода рассматриваются как представители другой эволюционной линии зеленых водорослей и соответственно другого семейства. Тем не менее в числе видов рода *Dictyococcus* был обнаружен *D. fusisporus* Reisigl (1969), зооспоры которого также покрыты оболочкой и имеют 2 одинаковых жгутика.

Как уже говорилось в начале статьи, наша водоросль и водоросль Reisigl имеют много общего в строении и размножении и поэтому могут рассматриваться как представители одного до сих пор не описанного рода, которому дается название *Pseudodictyococcus*. Этот род должен быть отнесен к сем. *Chlorococcaceae* в его современном узком понимании (Ettl, Gärtner, 1988), объединяющему водоросли с зооспорами хламидомонадного типа. Среди представителей данного семейства нет родов, обладающих многочисленными хлоропластами без пиреноидов, и описываемый род — первый в ряду водорослей сем. *Chlorococcaceae* с таким комплексом признаков.

Поскольку в нашей коллекции нет типового образца *Dictyococcus fusisporus*, провести сравнительное изучение обоих видов было невозможно. Если же судить по описанию, составленному Reisigl (1969), то они различаются между собой в основном по форме хлоропластов у зрелых вегетативных клеток. Применительно к *D. fusisporus* говорится о многочисленных глыбистых хлоропластах. Зрелые клетки нашей водоросли содержат много преимущественно вытянутых пирамидальных или конусовидных тесно сомкнутых хлоропластов, поэтому мы даем ей название *Pseudodictyococcus pyramidalis*. Количество таких клеток увеличивается с возрастом культуры. У *P. pyramidalis* встречаются и глыбистые хлоропласты, но они характерны для клеток средних размеров и преимущественно молодых культур. Кроме того, у *P. pyramidalis* никогда не наблюдалось не совсем понятное состояние хлоропластов, проиллюстрированное Reisigl (1969, Abb. 4, Fig. *b*, *d*) для своего вида. Не удалось обнаружить у *P. pyramidalis* и сетчатых структур на наружном слое клеточной оболочки, отмеченных для *Dictyococcus fusisporus*. Reisigl сообщал также, что его водоросль редко образует зооспоры и в них не видны ни сократительные вакуоли, ни ядро. Что же касается *Pseudodictyococcus pyramidalis*, то, как отмечалось ранее, индуцировать появление зооспор у водоросли сравнительно просто, а сократительные вакуоли и ядро у них часто видны в световом микроскопе при больших увеличениях.

Все сказанное позволяет сделать вывод о существовании 2 видов нового рода *Pseudodictyococcus*, описания которых и предлагаются далее. Характеристика *P. fusisporus* составлена по его первоописанию.

Диагнозы

Pseudodictyococcus V. Andr. gen. nov.

Cellulae solitariae, interdum subinde aggregatae, juveniles el lipsoideae et globosae, maturae pro more globosae, interdum vix ovoideae; membrana cellularum juvenilium a zoosporis oriundarum interdum unipolariter incrassata, adultarum vero massiva, regulariter vel unilateraliter incrassata. Chloroplasti parietales et interni, in cellulis juvenilibus pauci lamelliformes sat tenues, in maturis vero numerosi, glebiformes vel pyramidaliter et conoideo-protracti, basi circumscriptione orbiculares vel polygonales, arcte congesti. Pyrenoida nulla. Materies reservatae granula minuta numerosa amyli stromatici et guttas oleosas pallidas in culturis vetustioribus accumulatas praebentes. Cellulae maturae multinucleatae.

Reproductio asexualis zoosporis et aplanosporis fit. Zoosporae flagellis duobus aequilongis et membrana praeditae in statu immobili haud rotundatae.

Multiplicatio sexualis ignota.

Typus generis: *Pseudodictyococcus pyramidalis* V. Andr.

A generibus ceteris *Chlorococcacearum* (sensu stricto) chloroplastis numerosis pyrenoidis destitutis differt.

Клетки одиночные, иногда во временных скоплениях, молодые эллипсоидные и шаровидные, зрелые обычно шаровидные, иногда слабояйцевидные. Оболочка у молодых клеток, происходящих из зооспор, нередко с однополярным утолщением, у взрослых массивная, равномерно утолщенная или с односторонним утолщением. Хлоропласты пристенные и внутренние, от нескольких сравнительно тонких пластинчатых в молодых клетках до многочисленных глыбистых или пирамидально и конусовидно вытянутых, с округлым или полигональным контуром в основании, и тесно сомкнутых в зрелых клетках. Пиреноиды отсутствуют. Запасные продукты — многочисленные мелкие зерна строматического крахмала и светлые капли масла, накапливающиеся при старении культуры. Зрелые клетки многоядерные.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 одинаковыми жгутиками и оболочкой, не округляющиеся при остановке.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Pseudodictyococcus pyramidalis* V. Andr.

От остальных родов сем. *Chlorococcaceae* (sensu stricto) отличается многочисленными хлоропластами без пиреноидов.

1. Pseudodictyococcus pyramidalis V. Andr. sp. nov. (Fig. 1, 2).

Cellulae solitariae, interdum subinde aggregatae, globosae, rarius vix ovoideae, 10—35 mkm, interdum ad 45 mkm in diam., et ellipsoideae, 8—17 mkm longae, 4—14 mkm latae; membrana 0.5—1.5 mkm crassa, in cultura vetustiore ad 5.5 mkm crassa, interdum interne unilateraliter ad 8—10 mkm incrassata, in cellulis juvenilibus a zoosporis oriundis unipolariter incrassata. Chloroplasti in cellulis juvenilibus pauci parietalis sat tenues, in maturis vero numerosi parietales et interni, crassi glebiformes vel pyramidaliter et conoideo-protracti, basi ac lateribus arcte congesti.

Zoosporae et aplanosporae 4—64, membrana tota matricali (sporangii) mucescente et dissoluta vel rarius localiter mucescente et dirupta oriundae. Zoosporangia globosa, 13—25 mkm in diam. Zoosporae 7—9 mkm longae, 2.5—4 mkm latae, dorsiventrales ab una facie subcylindricae ab altera vero fusiformes, interdum latere uno convexo, altero vero subrecto vel subconcavo, papilla carinata haud alta, flagellis late remotis, zoosporae corpori aequilongis vel eo sublongioribus, vacuolis contractilibus duabus anterioribus, stigmate rubro oblongo minuto anteriore, chloroplasto unico, rarius eis duobus parietalibus et nucleo uno centrali praeditae. Aplanosporangia plerumque globosa, 14—35 mkm in diam., rarius ellipsoidea ca 20 mkm longa et 14—15 mkm lata. Aplanosporae ellipsoideae ca 7 mkm longae, 3—4 mkm latae et globosae, 4—8 mkm in diam., chloroplastis uno-duobus parietalibus tenuibus praeditae, interdum membrana matricali diu corcumcinctae et dein liberatae in greges conjunctae.

Typus: Rossia, paeninsula Taimyr, tundra dryadica ad solum, 1970, N. V. Sdobnikova. Stammum typicum LABIK 769-1 e cultura terrestri a V. M. Andreeva isolatum, in Instituto Botanico nom V. L. Komarovii Acad. sci. Rossicae (Petropoli) conservatur.

A *P. fusisporo* cellulis vegetativis maturis chloroplastis pyramidaliter vel conoideo-protractis praeditis differt.

Клетки одиночные, иногда во временных скоплениях, шаровидные, реже слабояйцевидные, 10—35 мкм, иногда до 45 мкм в диам., и эллипсоидные, 8—17 мкм дл., 4—14 мкм шир. Оболочка 0.5—1.5 мкм толщ., при старении культуры до 5.5 мкм толщ., иногда с внутренним односторонним утолщением

до 8—10 мкм; оболочка молодых клеток, происходящих из зооспор, с однополярным утолщением. Хлоропласты от немногочисленных пристенных и относительно тонких в молодых клетках до многочисленных пристенных и внутренних в зрелых клетках, от толстых и глыбистых до пирамидально или конусовидно вытянутых, плотно сомкнутых в основании и по бокам.

Зооспоры и апланоспоры по 4—64, освобождающиеся путем ослизнения и растворения всей оболочки материнской клетки (спорангия) или (реже) путем ее локального ослизнения и разрыва. Зооспорангии шаровидные, 13—25 мкм в диам. Зооспоры 7—9 мкм дл., 2.5—4 мкм шир., дорсовентральные, в одной плоскости почти цилиндрические, в другой — веретеновидные, иногда с одной выпуклой и второй почти прямой или слегка вогнутой сторонами, с невысокой килевидной папиллой, широко расставленными жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры или немного длиннее, с 2 передними сократительными вакуолями, с передней небольшой продолговатой красной стигмой, с 1 или (реже) с 2 пристенными хлоропластами, 1 срединным ядром. Апланоспорангии обычно шаровидные, 14—35 мкм в диам., реже эллипсоидные, около 20 мкм дл., 14—15 мкм шир. Апланоспоры эллипсоидные, около 7 мкм дл., 3—4 мкм шир., и шаровидные, 4—8 мкм в диам., с 1—2 тонкими пристенными хлоропластами, иногда задерживающиеся в оболочке материнской клетки и после освобождения часто остающиеся соединенными в группы.

Тип: Россия, п-ов Таймыр, дриадовая тундра, почва, 1970 г., Н. В. Сдобникова. Типовой штамм LABIK 769-1 выделен из почвенной культуры В. М. Андреевой, хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

От *P. fusisporus* отличается пирамидально или конусовидно вытянутыми хлоропластами в зрелых вегетативных клетках.

2. Pseudodictyococcus fusisporus (Reisigl) V. Andr. comb. nov. — *Dictyococcus fusisporus* Reisigl, 1969, in Österr. Bot. Zeitschr. 116, 1-5 : 502, tab. 4.

Клетки одиночные, шаровидные или слегка яйцевидные, до 30—40, максимум до 60 мкм в диам. Оболочка грубая, почти всегда односторонне утолщенная, на поверхности с нежным неправильным крупноячеистым рисунком. Хлоропласты массивные, глыбистые, тесно сомкнутые, иногда немногочисленные, неправильно шаровидные и очень крупные или многочисленные и довольно мелкие.

Зооспоры очень редки, размером около 7.5 мкм дл., 2.5—3 мкм шир., правильно цилиндрические, со жгутиками, равными длине тела зооспоры, с передней штриховидной стигмой и 1 хлоропластом; сократительные вакуоли и ядро не видны. Апланоспоры по 4—64, веретеновидные, с бледно-зеленым хлоропластом, освобождающиеся путем растворения оболочки материнской клетки.

Австрия, окр. г. Инсбрука, поверхность почвы на склоне горы, на высоте около 2300 м над ур. м.

Автор благодарит И. Г. Гай за подготовку рисунков к печати и Н. Н. Забинкову за перевод диагнозов на латынь.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Квитко К. В. Получение культур от отдельных клеток у хлореллы // Исследования по генетике. Сб. 1. Л., 1961. С. 50—54.

Brown R. M., Bold H. C. Phycological studies. V. Comparative studies of the algae genera *Tetracystis* and *Chlorococcum* // Univ. Texas Publ. 1964. N 6417. P. 1—213.

Ettl H. Die neue Klasse *Chlamydophyceae*, eine natürliche Gruppe der Grünalgen (*Chlorophyta*) // Plant Syst. Evol. 1981. Bd 137. H. 1-2. S. 108—126.

Ettl H., Gärtner G. Chlorophyta II. *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Gloeodendrales* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1988. Bd 10. S. 1—436.

Fritsch F. E., John R. P. An ecological and taxonomic study of the algae of British soils. II. Consideration of the species observed // Ann. Bot. N. S. 1942. Vol. 6. N 23. P. 371—412.

Reisigl H. Bodenalgen — Studien II // Österr. Bot. Zeitschr. 1969. Bd 116. H. 1-5. S. 492—506.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 V 1995

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (574.2) : 581.271

Б. Ф. Свириденко, Т. В. Свириденко

НОВЫЕ НАХОДКИ ХАРОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*CHAROPHYTA*) В СЕВЕРНОМ КАЗАХСТАНЕ

B. F. SVIRIDENKO, T. V. SVIRIDENKO. NEW RECORDS OF *CHAROPHYTA* FROM NORTHERN KAZAKHSTAN

Сообщаются новые данные о местонахождениях и условиях обитания 9 видов харофитов. Рассматриваются особенности распространения харовых водорослей в Северном Казахстане.

После публикаций материалов о харовых водорослях Северного Казахстана (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990) авторами были собраны дополнительные сведения об этой группе растений. В течение последних лет найдено 2 вида, не отмеченных ранее в водоемах Казахстана, а также обнаружены новые местонахождения некоторых известных в регионе видов. В ходе флористических исследований одновременно были определены активная реакция, общая жесткость, минерализация, химический состав растворенных в воде солей в местообитаниях харофитов. Гидрохимический анализ выполнялся по стандартным методикам (Алекин, 1959; Руководство..., 1977; Унифицированные методы..., 1978). Таксономия харовых водорослей принята в статье согласно работе М. М. Голлербаха и Л. К. Красавиной (1983). Названия водных сосудистых растений даны с учетом сводки С. К. Черепанова (1981). Далее приведены новые фактические данные и краткий анализ общего распространения харовых водорослей в Северном Казахстане.

Nitella confervacea A. Br. Северо-Казахстанская обл., Джамбулский р-н, оз. Загонное, массово, 3 VIII 1991; в 10 км к востоку от г. Петропавловска, временное озеро без названия, массово, 2 X 1994. В гидрокарбонатно-натриево-магниевой и гидрокарбонатно-кальциевой водах, pH 7.6—8.2, общая жесткость 2.2—2.6 мг-экв./л, минерализация 0.3 г/л; на темно-серых тонкодетритных илах, почвогрунтах; глубина до 0.3 м; в составе процензов гидромакрофитов. Типично пресноводный вид, новый в Казахстане.

Tolypella prolifera (A. Br.) Leonh. Северо-Казахстанская обл., окр. пос. Карлуга, озеро без названия в пойме р. Ишим, разреженно, 27 VI 1991; оз. Рыбное, мелководные участки по периферии, разреженно, 7 VII 1994; Кокчетавская обл., р. Иманбурлук в среднем течении, разреженно, 26 VII 1994; Павлодарская обл., водохранилище № 1 в системе канала Иртыш—Караганда, 8 VIII 1993, единично. В гидрокарбонатно-кальциевой и гидрокарбонатно-натриевой водах, pH 7.2—7.6, общая жесткость 2.6—6.7 мг-экв./л, минерализация 0.1—0.9 г/л; на заиленном песке, песчанике, почвогрунтах, тонкодетритных темно-серых илах; глубина 0.1—0.4 (2.0) м; в составе процензов гидромакрофитов. Типично пресноводный вид, распространенный преимущественно на севере региона.

Chara baueri A. Br. (= *C. scoparia* Baner. ex Reich.). В 10 км к востоку от г. Петропавловска, временное озеро без названия, массово, 2 X 1994. В гидро-

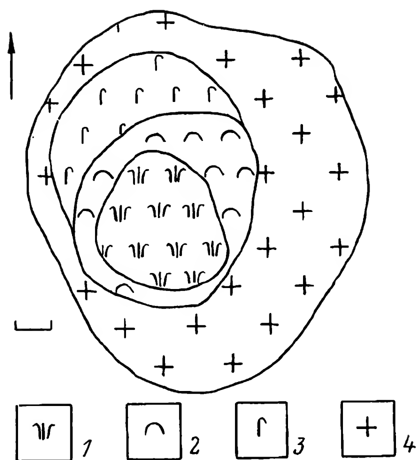


Рис. 1. Схема гидрогенного комплекса растительности с участием *Chara baueri*.

Фитоценозы: *1* — Typha angustifolia L.—Lemna trisulca L.+Utricularia vulgaris L.; *2* — Carex omskiana Meinsh.—Lemna trisulca+Utricularia vulgaris L.; *3* — Scolochloa festucacea (Willd.) Link+Carex riparia Curt.—Ricciocarpus natans (L.) Corda—Lemna trisulca; *4* — проценозы с участием харофитов (см. в тексте). Масштабная линейка — 100 м.

карбонатно-кальциевой воде, pH 7.6, общая жесткость 2.6 мг-экв./л, минерализация 0.3 г/л; на слабозаиленных почвогрунтах; глубина до 0.5 м. В связи с недостаточной изученностью этого редкого вида условия обитания его в данном пункте опишем более детально. Водоросль в массе обнаружена в периферической мелководной части гидрогенного комплекса растительности, сформированного по днищу слабо выраженной в рельефе западины (рис. 1). До подъема уровня воды, который произошел весной 1994 г. вследствие таяния больших запасов снега и поддерживался в течение лета значительными осадками, данный периферический участок комплекса был занят наземной растительностью — лугово-степными ценозами на солонцеватых черноземах. В летний сезон 1994 г. здесь развились открытые группировки (проценозы) харовых водорослей *C. baueri*, *Nitella confervacea* и других видов гидромакрофитов, отличающихся в основном эксплерентными свойствами: *Alisma plantago-aquatica* L., *Lemna trisulca* L., *Limosella aquatica* L., *Callitriche verna* L., *Elatine alsinastrum* L., *Potamogeton obtusifolius* Mert. et Koch, *P. pusillus* L., *P. gramineus* L., *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst., *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. Талломы *Chara baueri*, прикрепленные к грунту ризоидами, достигали 20—30 см высоты. Частное проективное покрытие вида в самых плотных частях популяции не превышало 10 %. Общее проективное покрытие водных растений в открытых группировках на разных участках достигало 30—80 % в основном за счет *Lemna trisulca*. Вероятно, *C. baueri* принадлежит к типично пресноводным видам и является очень редким растением в Северном Казахстане.

C. contraria A. Br. Окр. г. Петропавловска, оз. Пестрое, разреженно, 18 VII 1988; Кокчетавская обл., р. Иманбурлук в среднем течении, массово, 26 VII 1994. В гидрокарбонатно-натриевой и хлоридно-гидрокарбонатно-натриевой водах, pH 7.2—7.6, общая жесткость 2.6—6.7 мг-экв./л, минерализация 0.3—0.9 г/л; на тонкодетритных темно-серых илах, заиленном песчанике; глубина 0.3 м (в озере — 2.0 м); в составе проценозов гидромакрофитов. Слабосолоновато-пресноводный вид, широко распространенный в Северном Казахстане.

C. delicatula Ag. Окр. г. Петропавловска, оз. Пестрое, разреженно, 15 VIII 1987; Павлодарская обл., водохранилище № 5 в системе канала Иртыш—Караганда, разреженно, 9 VIII 1993. В гидрокарбонатно-натриево-кальциевой и гидрокарбонатно-натриевой водах, pH 7.2—8.2, общая жесткость 2.0—4.1 мг-экв./л, минерализация 0.3—0.6 г/л; на чистом и заиленном песке, тонкодетритных серых илах; глубина до 0.3 м; в составе проценозов гидромакрофитов. Вероятно, типично пресноводный вид, редкий в Северном Казахстане.

C. fragilis Desv. Северо-Казахстанская обл., Пресновский р-н, оз. Башкирское, массово, 20 VII 1991; Джамбулский р-н, оз. Загонное, разреженно, 3 VIII 1991; Бишкульский р-н, оз. Рыбное, мелководные участки по периферии, раз-

реженно, 7 VII 1994; окр. г. Петропавловска, котлован песчаного карьера в пойме р. Ишим, разреженно, 14 VII 1994; Павлодарская обл., водохранилище № 5 в системе канала Иртыш—Караганда, разреженно, 9 VIII 1993. В гидрокарбонатно-натриевых, гидрокарбонатно-натриево-магниевых и хлоридно-натриевых водах, pH 7.2—8.4, общая жесткость 2.2—7.8 мг-экв./л, минерализация 0.3—3.9 г/л; на заилённом песке, темно-серых тонкодетритных илах, почвогрунтах; глубина до 2.9 м; в составе проценозов гидромакрофитов, в оз. Башкирское — эдификатор устойчивых харовых фитоценозов на обширной площади открытой части акватории с глубинами 1.2—2.9 м. Условно-пресноводный вид, широко распространенный в Северном Казахстане.

C. kirghisorum Lessing emend. Hollerb. Кокчетавская обл., р. Иманбурлук в среднем течении, массово, 16 VII 1994. В хлоридно-гидрокарбонатно-натриевой воде, pH 7.2—7.6, общая жесткость 6.7 мг-экв./л, минерализация 0.9 г/л; на глине, заиленном песчанике, песке; глубина до 0.3 м; в составе проценозов гидромакрофитов. Типично пресноводный вид, обычный в водоемах Кокчетавской возвышенности.

C. vulgaris L. emend. Wallr. Окр. г. Петропавловска, оз. Пестрое, разреженно, 15 VIII 1987; Кокчетавская обл., р. Иманбурлук в среднем течении, массово, 26 VII 1994. В гидрокарбонатно-кальциевой и гидрокарбонатно-натриевой водах, pH 7.2—7.6, общая жесткость 2.5—6.5 мг-экв./л, минерализация 0.3—0.9 г/л; на заиленном песке, глине, песчанике; глубина до 0.3 м; в составе проценозов гидромакрофитов. Слабосолоновато-пресноводный вид, широко распространенный в Северном Казахстане.

Lamprothamnium papulosum (Wallr.) Gr. Северо-Казахстанская обл., Пресновский р-н, оз. Соленое в 6 км к северо-западу от с. Пресновка; там же, оз. Соленое в 4 км к северо-востоку от с. Пресновка, разреженно, 21 VII 1991. В хлоридно-натриевых водах, pH 9.4—10.2, общая жесткость 334.0—351.0 мг-экв./л, минерализация 41.1—44.9 г/л; на серых опесчаненных илах; глубина до 0.3 м; в составе руппиево-кладофорового фитоценоза (Ruppia maritima L. + Lamprothamnium papulosum + Althenia filiformis F. Petit + Cladophora glomerata). Вероятно, это эвригалинный вид, обитающий в солоноватых, морских и так называемых соляных (более морской солености) континентальных водах. В Северном Казахстане обнаружен впервые.

В настоящее время общий список харовых водорослей Северного Казахстана включает в себя 25 видов из 5 родов и 3 семейств.

Сем. *Nitellaceae* Bessey

Nitella confervacea A. Br.
N. flexilis (L.) Ag.
N. gracilis (Smith) Ag.
N. hyalina (D. C.) Ag.
Tolypella prolifera (A. Br.) Leonh.

Сем. *Nitellopsidaceae* Krassav.

Nitellopsis obtusa (Desv. in Lois) Gr.

Сем. *Characeae* Ag. emend. Hollerb.

Chara altaica A. Br.
C. aspera Deth. ex Willd.
C. baueri A. Br.
C. canescens Desv. et Lois
Chara connivens Salzm. ex A. Br.
C. contraria A. Br.
C. delicatula Ag.
C. filiformis Hertzsch.
C. fragilis Desv.
C. kirghisorum Lessing. emend. Hollerb.
C. locuples Hollerb.
C. muocosa Gr. et B.-W.
C. neglecta Hollerb.
C. schaffneri (A. Br.) T. F. Allen.
C. strigosa A. Br.
C. tenuispina A. Br.
C. tomentosa L.
C. vulgaris L. emend. Wallr.
Lamprothamnium papulosum (Wallr.) Gr.

Нами не обнаружено только 5 видов из этого списка — *Nitella gracilis*, *Chara*



Рис. 2. Местонахождение *Chara baueri* (по: Langangen, Sviridenko, 1995).

connivens, *C. filiformis*, *C. muscosa* и *C. strigosa*. Эти растения ранее были указаны для Северного Казахстана другими исследователями (Голлербах, 1940; Демченко, 1948; Доброхотова, 1953; Катанская, 1975). Виды *Chara strigosa* и *C. filiformis* сейчас рассматриваются как европейские растения (Голлербах, Красавина, 1983). Тем не менее с учетом высокой расселительной способности и эксплерентных фитоценотипических свойств, присущих многим видам харовых водорослей, представляются вполне вероятными повторные сборы их в Северном Казахстане. В этом, в частности, убеждают и постоянные находки здесь новых видов, никогда не отмечавшихся на данной территории. Приведенное североказахстанское местонахождение *C. baueri* является пока единственным в Азии, так как ранее этот вид был известен только из Европы и Австралии (Ganterer, 1847; Holtz, 1903; Wood, Imahori, 1959; Wood, 1972; Langangen, Sviridenko, 1995) (рис. 2). Последние сборы образцов *C. baueri* в природе были сделаны еще в 1936 г. на австралийском континенте O. Hasslow (1939), а европейские образцы собраны альгологами в единичных пунктах Германии, Австрии, Италии и Швеции до 1871 г., т. е. более 120 лет назад (Langangen, Sviridenko, 1995). Это свидетельствует о том, что некоторые виды харофитов (возможно, те из них, которые уже в меньшей степени соответствуют современным природным условиям и обладают чертами реликтовости) отличаются очень динамичным состоянием ареалов. При особо благоприятном сочетании факторов среды значительные инвазионные популяции этих видов появляются в отдельных частях по сути субкосмополитных ареалов, а затем на десятилетия исчезают из данных местностей. Можно также предположить, что популяции переживают неблагоприятные периоды в виде покоящихся в грунтах ооспор.

Обобщая все имеющиеся сведения, можно отметить, что в Северном Казахстане почти половина выявленных популяций харовых водорослей распространена по северной окраине Казахского мелкосопочника — на Кокчетавской возвышенности (рис. 3). Заметно меньшее число популяций распределено на равноценных по площади участках Тургайского плато, Западно-Сибирской равнины или остальной части мелкосопочника. В границах региона исключительно с водоемами Кокчетавской возвышенности связаны местонахождения таких видов, как *Nitella flexilis*, *N. gracilis*, *Nitellopsis obtusa*, *Chara kirghisorum*,

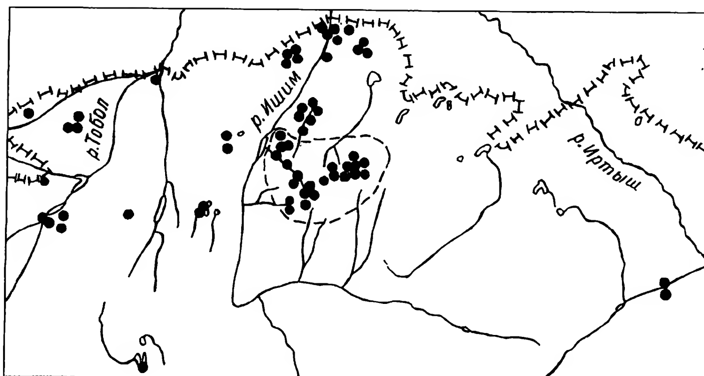


Рис. 3. Распределение популяций харовых водорослей в Северном Казахстане.
Пунктиром показана Кокчетавская возвышенность. Каждая точка — местонахождение одной популяции.

C. locuples, *C. muscosa*, *C. strigosa*, *C. filiformis*. Всего на относительно небольшой по площади Кокчетавской возвышенности отмечено 22 из 25 видов, известных в Северном Казахстане. Здесь находятся типично харовые озера Щучье, Большое Чебачье, Боровое, Имантау, Жаксы-Жалгызтоу. Обособленные харовые озера имеются и на западносибирской равнинной части изученной территории. К ним относятся озера Сасykколь и Жаркаин в Кустанайской обл. (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990), а также оз. Башкирское в Северо-Казахстанской обл.

Попытка объяснить локальное распределение районов или водоемов с повышенным видовым разнообразием харовых водорослей на фоне более бедных в этом отношении территорий предпринималась ранее (Свириденко, 1993). На основе косвенных данных была показана связь ценоареалов харовых водорослей с районами формирования поверхностных урановых вод, в которых эти древние организмы успешно конкурируют с цветковыми гидрофитами. Северный Казахстан принадлежит к числу районов с максимальной радиоактивностью в гранитно-метаморфическом слое земной коры (Смыслов, 1974). Повышенным содержанием урана здесь отличаются палеозойские магматические и осадочные породы — граниты и высокоуглеродистые кремнистые сланцы (Евсеева и др., 1974; Неручев, 1982). Очевидно, что на Кокчетавской возвышенности, которая в значительной мере сложена выходящими на дневную поверхность гранитоидами, дренируемыми озерными котловинами и речными долинами, влияние радиоактивности особенно сильно должно сказываться на гидробионтах.

Авторы признательны д-ру W. Krause (Германия) и особенно д-ру A. Langangen (Норвегия), которые взяли на себя труд по проверке определения образцов харовых водорослей из Северного Казахстана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алекин О. А. Методы исследования физических свойств и химического состава воды // Жизнь пресных вод СССР. М.—Л., 1959. Т. 4. Ч. 2. С. 213—300.

Голлербах М. М. Современное состояние изученности флоры харовых водорослей СССР // Сов. ботаника. 1940. № 3. С. 77—86.

Голлербах М. М., Красавина Л. К. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 14. Харовые водоросли — *Charophyta*. Л., 1983. 190 с.

Демченко Л. А. Водная растительность оз. Борового // Тр. Гос. заповедника «Боровое». Алма-Ата, 1948. Вып. 1. С. 52—61.

Доброхотова К. В. Харовые водоросли в ценозах гидромакрофитов // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1953. Т. 5. С. 258—263.
Евсеева Л. С., Перельман А. И., Иванов К. Е. Геохимия урана в зоне гипергенеза. М., 1974. 280 с.
Катанская В. М. Водная растительность озер равнинного Казахстана в связи с внутривековой изменчивостью их состояния // Озера Казахстана и Киргизии и их история. Л., 1975. С. 216—228.
Неручев С. Г. Уран и жизнь в истории Земли. Л., 1982. 208 с.
Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л., 1977. 541 с.
Свириденко Б. Ф. Харовые водоросли — индикатор урановых вод // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 29—37.
Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Харовые водоросли (*Charophyta*) во флоре Северо-Казахстанской и Кустанайской областей. Деп. в КазНИИНТИ. Алма-Ата, 1985. № 990. 22 с.
Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Харовые водоросли (*Charophyta*) Северного Казахстана // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 564—570.
Смыслов А. А. Уран и торий в земной коре. Л., 1974. 231 с.
Унифицированные методы анализа вод СССР. Вып. 1. Л., 1978. 445 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
Ganterer U. Die bisher bekannten österreichischen Charen. Dissert. Wien, 1847. 22 S.
Hasslow O. I. Einige Characeenbestimmungen // Bot. Notiser. 1939. S. 295—301.
Holtz L. Characeen in Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Leipzig, 1903. 136 S.
Langangen A., Sviridenko B. F. Chara baueri A. Br., a charophyte with a disjunct distribution // Cryptogamie, Algol. 1995. Vol. 16 (2).
Wood R. D. Characeae of Australia // Nova Hedwigia. 1972. Vol. 22. P. 37—45.
Wood R. D., Imahori K. Geographical distribution of *Characeae* // Bull. Tor. Bot. Club. 1959. Vol. 86. P. 172—183.

Омский государственный педагогический университет
Россия
Северо-Казахстанская комплексная лаборатория
Казахского НИИ рыбного хозяйства
Казахстан

Получено 28 II 1995

УДК 581.9 (47)

Н. Н. Цвелев

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И КРИТИЧЕСКИХ ВИДАХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

N. N. TSVELEV. ON THE RARE AND CRITICAL SPECIES OF VASCULAR PLANTS OF EUROPEAN RUSSIA

Для 3 видов рода *Ranunculus* и 9 видов других родов приведены новые местонахождения или критические замечания относительно их номенклатуры.

1. *Ranunculus schilleri* Soó (1964, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 10, 1-2 : 222, 225, in clavi; id. 1965, ibid. 11, 3-4 : 395, fig. 1).

«Ленинградская обл., парк в пос. Гостилицы, 21 VI 1994, № 345, Н. Цвелев, А. Сенников».

Очень оригинальный среднеевропейский вид, описанный из Венгрии и заходящий в западные районы Украины. Это небольшое (до 30 см выс.) растение только с цельными, довольно крупно- и тупозубчатыми пластинками прикорневых листьев 2—3 см шир., у основания с выемкой 60—130°. Внешне *R. schilleri* похож на мелкий экземпляр вида из агрегата *R. cassubicus* s. l. или на вид из агрегата *R. monophyllus* s. l., однако у основания побегов *R. schilleri*

нет чешуевидных листьев, сегменты стеблевых листьев линейные и цветоложе голое, что свидетельствует о более близком его родстве с *R. auricomus* s. l. В парк пос. Гостилицы, вероятно, был интродуцирован с семенами парковых травосмесей еще в конце прошлого века.

2. *R. ponojensis* (Markl.) Ericss. 1992, Ann. Bot. Fenn. 29, 2 : 149. — *R. monophyllus* Ovcz. subsp. *ponojensis* Markl. 1965, Fl. Fenn. 4 : 83, tab. 79. — *R. monophyllus* Ovcz. 1922, Бот. матер. (Ленинград), 3 : 54, p. p.

«Ленинградская обл., луг с группой лип у окраины Гатчинского парка в 0.6—0.7 км к востоку-юго-востоку от ж.-д. ст. Мариенбург, 3 VI 1994, № 210, Н. Цвелев».

П. Н. Овчинников при первоописании *R. monophyllus* включал в него несколько «микровидов». Позднее Овчинников (1967, Фл. СССР, 7 : 382) выбрал лектотип из окр. Уфы, и *R. monophyllus* s. str. оказался распространенным только на Южном и отчасти на Среднем Урале. Популяции же *R. monophyllus* s. l., спорадически распространенные в северной половине Европейской России, оказались принадлежащими к 2 другим видам с цельными пластинками прикорневых листьев — *R. ponojensis*, описанному из окр. пос. Поной на Кольском п-ове, и *R. vytegrensis* (Fagerstr.) Ericss. (1922 : 156) = *R. monophyllus* subsp. *vytegrensis* Fagerstr. (1967, Acta Soc. F. Fl. Fenn. 79, 2 : 8, tab. 5), описанному из окр. г. Вытегра Вологодской обл. *R. ponojensis*, близкий к эндемичному для Альп *R. allemannii* Br.-Bl., имеет более или менее развитые лепестки и пластинки прикорневых листьев, по краям довольно крупно- и острозубчатые, у основания с очень широкой (100—180°) выемкой; *R. vytegrensis*, во многом сходный с альпийским видом *R. braun-blanquetii* Pignatti, имеет недоразвитые лепестки и пластинки прикорневых листьев с более многочисленными и туповатыми зубцами, у основания с выемкой 30—100°. Цитированный выше экземпляр *R. ponojensis* — это первая находка лютика из агрегата *R. monophyllus* s. l. в Северо-Западной России.

3. *R. nothus* (Mela) Ericss. 1992, Ann. Bot. Fenn. 29, 2 : 146. — *R. auricomus* L. var. *nothus* Mela, 1884, Lyhyk Kasv. ed. 2 : 9. — *R. monophyllus* Ovcz. subsp. *nothus* (Mela) Markl. 1965, Fl. Fenn. 4 : 80, tab. 77.

Этот вид с 3—5-раздельными пластинками 1—2 прикорневых листьев похож на мелкие экземпляры лютиков из агрегата *R. auricomus* s. l., но он имеет 1—2 чешуевидных листа у основания побегов и потому принадлежит к агрегату *R. monophyllus* s. l. Он был описан из Северной Финляндии, но, как оказалось по материалам С.-Петербургских гербариев, заходит и на север Европейской России: «Кольский п-ов, басс. р. Вороньей в 5 км к северо-западу от сел. Ловозеро, 17 VII 1932, К. Солоневич»; «О. Колгуев, Песчанка, 25 VIII 1902, Р. Поле»; «Мезеньский уезд, р. Сояна, Большой Порог, опушка леса, 7 VII 1927, А. Дедов»; «Пинежский р-н Архангельской обл., правый берег р. Келды в 65 км от ее устья, пойменный луг, 16 VI 1970, № 17, Е. Зимарская» (последние 2 образца из гербария С.-Петербургского университета — LECB).

4. *Corydalis intermedia* (L.) Mérat.

«Новгородская обл., Чудовский р-н, склоны лесного оврага с ручьем на правобережье Волхова в 4—5 км к востоку-юго-востоку от ж.-д. моста через Волхов, обильно, 29 IV 1994, № 11, А. Сенников и Н. Цвелев».

Вид впервые найден в Новгородской обл. Обнаруженное местонахождение заполняет имевшийся большой разрыв в ареале между изолированными местонахождениями вида на севере Ленинградской обл. и значительно более южной основной частью ареала. Отметим, что А. О. Хааре в этом же овраге обнаружил одно из наиболее северных изолированных местонахождений *Lamium maculatum* L.

5. *Circaea quadrisulcata* (Maxim.) Franch. et Savat. (*C. lutetiana* L. subsp.

quadrisulcata (Maxim.) Aschers. et Magnus, 1870, Bot. Zeit. (Berlin), 28 : 787; Boufford, 1982, Ann. Miss. Bot. Gard. 69, 4 : 872, fig. 9).

Этот вид обычно указывался только для Восточной Азии, в том числе для российского Дальнего Востока. Однако монограф рода D. Boufford (1982), принявший данный вид за подвид *C. lutetiana* s. l., обнаружил, что его ареал продолжается на запад через Южную Сибирь в Европейскую Россию до Латвии и Псковской обл., а южнее замещается не заходящим в Азию европейским подвидом или видом *C. lutetiana* s. str. На наш взгляд, эти виды хорошо различаются по плодам: у *C. quadrisulcata* плоды продольно-бороздчатые, а у *C. lutetiana* они без бороздок. При отсутствии плодов эти растения легко различить по опушению стебля: у *C. quadrisulcata* стебель обычно лишь в верхней части покрыт крючковидно-изогнутыми простыми волосками до 0.3 мм дл. (у гибридов с *C. alpina* L. — *C.* × *intermedia* Ehrh. — стебель до соцветия голый), а у *C. lutetiana* стебель по всей, реже почти по всей длине покрыт железистыми и лишь немного согнутыми простыми волосками до 0.7 мм дл. Согласно монографу рода, в Прибалтике встречаются гибриды между обоими видами, однако из Псковской и Новгородской областей мы видели только экземпляры *C. quadrisulcata*, а из Калининградской обл. — только *C. lutetiana* s. str.

6. *Empetrum subholarcticum* V. Vassil.

«Ленинградская обл., небольшая песчаная коса с редкими соснами у южного берега Финского залива близ пос. Большая Ижора, 10 VI 1990, № 120, Н. Цвелев»; «Ленинградская обл., Кургальский п-ов, песчаный береговой вал с небольшими соснами у берега залива севернее маяка Кайболово, 7 VIII 1994, № 807, Н. Цвелев».

В нашей обработке рода *Empetrum* L. в «Арктической флоре СССР» (Цвелев, 1980) подробно разбираются взаимоотношения между очень близкими видами (или подвидами) из родства *E. nigrum* L. s. l. Если у *E. nigrum* s. str. лишь одиночные цветки или особи иногда могут быть обоеполыми, то у совершенно сходного с ним по вегетативным органам *E. subholarcticum* цветки постоянно обоеполые (с завязью и 1—3 тычинками), как у другого близкого вида *E. hermaphroditum* Hagerup, обитающего в Ленинградской обл. на дюнах северо-западного побережья Ладожского оз. Присутствие *E. subholarcticum* в изобилии в двух сходных местонахождениях при отсутствии в них *E. nigrum* s. str., несомненно, неслучайно и представляет большой ботанико-географический интерес. Вероятно, *E. subholarcticum* является здесь позднеледниковым реликтом.

7. *Sonchus palustris* L.

«Новгородская обл., ключевое болото с ивняком на склоне правого берега р. Мсты в 500—800 м ниже ж.-д. моста через Мсту у ст. Мстинский Мост, 27 VII 1994, № 654, Н. Цвелев».

Это первая находка вида в Северо-Западной России. Исключив ошибочные определения (за этот вид коллекторы нередко принимают крупные болотные особи *S. arvensis* L.), в пределах лесной зоны Восточной Европы можно обнаружить немного местонахождений *S. palustris* — в Белоруссии, Тульской и Нижегородской областях и в Татарии. Севернее были известны только два его местонахождения: «Вологодская обл., Усть-Юг, 1880, Иваницкий» (LE) и «Пинежский р-н Архангельской обл., пос. Карпогоры, поле, 1 VII 1966, Т. Плиева и З. Улле» (LECB), из которых второе образовалось, вероятно, в результате заноса этого вида.

8. *Eleocharis parvula* (Roem. et Schult.) Bluff, Nees et Schauer.

«Ленинградская обл., на отмелях островов у северной оконечности Кургальского п-ова в 3—4 км к северо-западу от пос. Курголово, 7 VIII 1994, № 799, Н. Цвелев».

В С.-Петербургских гербариях сборы этого редкого галофильного вида име-

лись только с о-ва Котлин в Финском заливе, но финскими ботаниками он указывался также еще для двух пунктов северного побережья Финского залива — в окрестностях г. Выборга и пос. Лисий Нос. В цитированном местонахождении вид встречается в изобилии в цветущем, а отчасти и в плодоносящем состоянии, нередко образует на отмелях сплошной зеленый покров. Отметим, что на мелководьях с песчаным дном вокруг островов также в изобилии встречаются такие редкие в области галофильные виды, как *Zannichellia repens* Boenn., *Ruppia brachypus* J. Gay и *Najas marina* L.

9. *E. vulgaris* (Walters) A. et D. Löve (*E. palustris* (L.) Roem. et Schult. subsp. *vulgaris* Walters; Егорова, 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 114).

«Псковская обл., верховья р. Ловати, болотистый луг у северного берега Серутского озера близ сел. Урицкое, 26 VII 1966, № 100, Н. Цвелев».

Этот редчайший атлантический вид был известен на территории бывшего СССР только на оз. Свитец в Литве (Егорова, цит. соч.). Самостоятельность его как вида у нас не вызывает сомнений. Обнаруженное местонахождение, где *E. vulgaris* встречается в изобилии, является единственным в России.

10. *Koeleria cristata* (L.) Pers.

«Новгородская обл., старые известняковые карьеры по левому берегу р. Луги у сел. Заполье в 3—4 км к северу от ж.-д. ст. Передольская, 29 IX 1994, № 1038, Н. Цвелев».

Этот характерный для степей вид в большом количестве обнаружен впервые для области вместе с многими другими видами, обычными для выходов известняков в Северо-Западной России; из них можно отметить *Thalictrum simplex* L., *Agrimonia eupatoria* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Alchemilla glaucescens* Wallr., *Anthyllis vulneraria* L. s. str., *Gentiana cruciata* L., *Gentianella amarella* (L.) Boern., *Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem. Не исключено, что вид *K. cristata* занесен сюда при разработке карьеров, хотя он был найден Хааре также на известняках Ижорской возвышенности (Ленинградская обл.) у сел. Донцо близ истока р. Оредеж. Во всяком случае оба эти местонахождения далеко оторваны от основного ареала вида.

11. *Festuca macutrensis* Zapal.

«Новгородская обл., склон песчаной гривы в левобережной пойме р. Мсты близ сел. Льзя немного ниже ж.-д. моста через Мсту, 26 V 1992, № 37, Н. Цвелев».

Этот, несомненно, гибридогенный вид, по-видимому, впервые найден в Северо-Западной России, хотя он довольно обычен на гривах пойм более или менее крупных рек в бассейне Верхней Волги. На этом участке поймы р. Мсты имеется целый ряд древних курганов, один из которых находится возле упомянутого выше местонахождения вида. Несмотря на обилие здесь вида, не исключается возможность занесения его сюда человеком, хотя в этом же месте долины р. Мсты встречается на западной границе своего ареала еще один вид речных пойм — *Euphorbia borodinii* Sambuk.

12. *F. fallax* Thuill. 1799, Fl. Envir. Paris, ed. 2 : 50. — *F. rubra* L. subsp. *commutata* Gaud. 1828, Fl. Helv. 1 : 287. — *F. rubra* subsp. *fallax* (Thuill.) Nym. 1882, Consp. Fl. Eur.: 827; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 400.

«Ленинградская обл., окр. Выборга, суходольный луг по правому берегу р. Черкасовки западнее ж.-д. ст. Черкасово, 23 VI 1974, № 70, Н. Цвелев»; «Ленинградская обл., окр. Любани, лужайка у ж.-д. полотна к юго-востоку от ж.-д. ст. Померанье, 19 VII 1994, № 620, Н. Цвелев».

Среднеевропейский вид, легко отличающийся от близкого вида *F. rubra* L. отсутствием вневлагалищных побегов (образует густые дерновины) и немного шероховатыми снаружи (а не совершенно гладкими) прикорневыми листьями. На территории бывшего СССР был известен только в прикарпатской части

Украины (Цвелев, 1976). По-видимому, его семена входили в набор распространяемых из Франции газонно-парковых травосмесей. Этим можно объяснить присутствие его в указанном выше местонахождении в окр. Любани, где много обнаруженных Хааре видов того же происхождения (Хааре считает их местонахождения реликтовыми). В другом местонахождении в окр. Выборга, по указанию финских ученых, Г. Ю. Конечной, А. О. Хааре и мною был найден в изобилии вид *Ajuga pyramidalis* L. Не исключено, что он также интродуцирован в окр. Выборга человеком. Для *Festuca fallax* в последнее время нередко используется приоритетное название в ранге вида — *F. nigrescens* Lam., однако в тождестве этих видов мы все же не уверены, а последний из них, вероятно, является более высокогорным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелев Н. Н. Род *Empetrum* L. // Арктическая флора СССР. Л., 1980. Вып. 8. С. 20—29.

Boufford D. E. The systematics and evolution of *Circaea* (*Onagraceae*) // Ann. Miss. Bot. Gard. 1982. Vol. 69. N 4. P. 804—994.

Ericsson S. The microspecies of the *Ranunculus auricomus* complex treated at the species level // Ann. Bot. Fenn. 1992. Vol. 29. N 2. P. 123—158.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 II 1995

УДК 581.9 : (470.21)

В. А. Костина

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

V. A. KOSTINA. ADDITION TO THE FLORA OF MURMANSK REGION

Сообщается о находке нового для Мурманской обл. вида — *Ceratophyllum demersum* — и новых местообитаний 3 редких и мало распространенных видов.

Далее приведен аннотированный список флористических находок, сделанных автором в 1993—1994 гг. в связи с проведением работ по инвентаризации флоры сосудистых растений государственного заповедника «Пасвик», расположенного на правом берегу р. Паз в ее среднем течении (Печенгский р-н, Мурманская обл.). Названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

Calamagrostis canescens (Web.) Roth. В Мурманской обл. встречается редко, главным образом в южных районах (Раменская, 1983). Данный вид не известен пока и из Финнмарка — сопредельной территории на севере Норвегии (Lid, 1987). Нами собран в хвощево-зеленомошном березняке на правом берегу р. Меникkайоки (бассейн оз. Сальмиярви, Печенгский р-н).

Ceratophyllum demersum L. Новый вид для мурманской флоры. Водное растение, найдено на западной окраине озера в истоках р. Меникkайоки (бассейн оз. Сальмиярви, Печенгский р-н). Произрастает на глубине около 1 м на илисто-песчаном субстрате среди редких зарослей *Equisetum fluviatile* L., *Myriophyllum alterniflorum* DC., *Sparganium angustifolium* Michx.

Роголистник погруженный — плюризональный циркумполярный вид, имеющий довольно ограниченное распространение в Карело-Мурманском регионе и

в Фенноскандии в целом. В северных районах отмечены лишь единичные местонахождения (Раменская, 1983; Lid, 1987).

Epipogium aphyllum (F. W. Schmidt) Sw. Чрезвычайно редко встречающееся в пределах своего ареала растение (Красная книга РСФСР, 1988). Немногочисленные находки данного вида в Мурманской обл. известны в основном из южных районов (Редкие и нуждающиеся в охране..., 1990). Новое местонахождение обнаружено в разнотравно-зеленомошном ельнике на восточном берегу оз. Щучье в 10 км к юго-востоку от истоков р. Умба (бассейн оз. Умбозеро, Кировский р-н). Здесь же отмечены редкие в области *Actaea erythrocarpa* Fisch., *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Daphne mezereum* L., *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata.

Trifolium medium L. Редкое для мурманской флоры заносное растение. Было известно из пос. Печенга (Соколова, 1986), окр. с. Ковда (Соколов, 1992) и окр. г. Кировска (Соколов, 1994). Наша находка сделана на антропогенной луговине у разрушенных бараков в окр. пос. Раякоски (Печенгский р-н).

Образцы собранных растений хранятся в гербарии Полярно-альпийского ботанического сада-института КНЦ РАН (г. Кировск, Мурманская обл.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красная книга РСФСР. Л., 1988. 591 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области. 2-е изд. Мурманск, 1990. 192 с.

Соколов Д. Д. Флора окрестностей с. Ковда на Белом море. М., 1992. 48 с.

Соколов Д. Д. Новые и редкие виды для флоры Мурманской области и Карелии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 1. С. 96—100.

Соколова М. В. Род *Trifolium* L. — Клевер // Арктическая флора СССР. Л., 1986. Т. 9. Ч. 2. С. 11—17.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Lid J. Norsk, svensk, finsk flora. Oslo, 1987. 837 p.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
Кировск, Мурманская обл.

Получено 22 II 1995

УДК 581.9 (235.46) : 502.72

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 9

С. Г. Кудрин, В. В. Якубов

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ХИНГАНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

S. G. KUDRIN, V. V. YAKUBOV. ADDITION TO THE VASCULAR PLANT FLORA OF THE KHINGAN STATE RESERVE

Сообщается о 87 видах сосудистых растений, новых для флоры Хинганского государственного заповедника (46 видов) и для сопредельной территории (41 вид).

Флора Хинганского государственного заповедника, расположенного на крайнем юго-востоке Амурской обл., с 1984 г. интенсивно исследуется. В 1984—1986 гг. проведена полная инвентаризация флоры заповедника, а с 1986 г. — инвентаризация охранных зон, редких и адвентивных растений. По итогам инвентаризации территории заповедника с дополнениями за 1986—1988 гг. был

составлен и опубликован аннотированный список видов (Кудрин, Якубов, 1991): в основном списке — 811, в списке видов, приводимых по литературным данным, — 46, в списке видов, собранных на сопредельной заповеднику территории, — 13 видов.

За период с 1988 по 1991 г. выявлено еще 117 видов, новых для заповедника (51 вид) и для сопредельной территории (66). Из них 5 видов, новых для заповедника, и 25 видов, новых для его окрестностей, опубликованы в статье «Адвентивная флора Хинганского государственного заповедника и его окрестностей» (Кудрин, 1991) и здесь не приводятся. 4 вида из основного списка и 15 видов, новых для сопредельной территории, впервые приводятся для Южноприамурского (Ворошилов, 1982, 1985) и Нижне-Зейского флористических районов (Сосудистые растения..., 1985, 1987, 1988, 1989).

Образцы хранятся в гербариях Биолого-почвенного института (БПИ) во Владивостоке (VLA) и Хинганского заповедника.

Виды в списке расположены по системе А. Энглера, названия даны по работе В. Н. Ворошилова (1982). Принятые сокращения: кв. — квартал, ХЛ — Хинганское лесничество, АЛ — Антоновское лесничество, ЛЛ — Лебединское лесничество. Для сборов, сделанных авторами статьи, коллекторы не указаны.

Виды, отмеченные для территории заповедника

Salvinia natans (L.) All. АЛ, кв. 48, сырой луг у оз. Кругленького, 3 IX 1991. Ранее приводился для сопредельной территории.

Glyceria lithuanica (Gorski) Gorski (*G. debilior* (Trin. ex Fr. Schmidt) Kudo). ХЛ, кв. 59, пойменный лес у р. Большой Грязной, на илистом наносе у берега, 19 VI 1991.

Puccinellia hauptiana V. Krecz. ЛЛ, кв. 62, искусственный солонец на разнотравном лугу у бывшего скотного двора, 19 VII 1989.

Bromus arvensis L. АЛ, кв. 11, на лугу у дороги, 12 VI 1991. Для Южного Амура ранее не приводился.

Juncus gracillimus (Buchenau) V. Krecz. et Gontsch. ХЛ, кв. 3, пойма р. Тарманчукан, сырой луг, 3 VIII 1989.

J. articulatus L. ХЛ, кв. 22, берег ручья в распадке, 18 VII 1991.

Juglans mandshurica Maxim. Приводится как пропущенный в аннотированном списке (Кудрин, Якубов, 1991). ХЛ: кв. 9, пойма ключа Игнаткин в среднем течении, 20 V 1991; кв. 91, на склоне сопки Каменистой, 17 VIII 1985, 18 VII 1987; кв. 95, склон сопки к пойме р. Ерахты, 20 VI 1990.

Betula demetrii Ig. Vassil. (*B. grandifolia* Litv. non Ettingh.). ХЛ, кв. 52, смешанный лес на водоразделе, 22 VII 1989.

Humulus lupulus L. ХЛ, кв. 4, точок старой пасеки, одичавшее, 22 VII 1989.

Chenopodium bryonifolium Bunge. ХЛ, кв. 2, галечный берег р. Тарманчукан, 17 VIII 1990.

Amaranthus caudatus L. ЛЛ, кв. 64, у кордона, одичавшее, 26 VII 1991.

A. albus L. ХЛ, кв. 2, галечный берег р. Тарманчукан, сорное, 17 VIII 1990.

Stellaria media (L.) Vill. ХЛ, кв. 4, точок бывшей пасеки, 22 VII 1989.

S. ebracteata Kom. ХЛ, кв. 13, пойменный лес р. Дыроватки, 18 VI 1990.

Silene alba (Mill.) E. Krause (*Lychnis alba* Mill.). ХЛ, кв. 4, поляна в лесу, на каменистой почве, 5 VII 1989.

Pulsatilla turczaninovii Kryl. et Serg. АЛ, кв. 48, сухой луг, на песчаной почве, 4 VII 1990.

P. davurica (Fisch. ex DC.) Spreng. ХЛ: кв. 2, ж.-д. насыпь, 18 V 1989; там же, скальное обнажение, 18 V 1989; кв. 3, сухой луг, 18 V 1989; АЛ, кв. 28, сопка Степная, сухой луг на песчаной почве, 16 VIII 1989.

Papaver amurense (N. Busch) N. Busch ex Tolm. Приводился в списке видов,

собранных на сопредельной территории. ХЛ: кв. 2, на галечном берегу р. Тарманчукан, 18 V 1989; там же, берег р. Тарманчукан, 19 VI 1990.

Erysimum cheiranthoides L. АЛ, кв. 12, минерализованная полоса, 26 VII 1990; в 30 км на восток от ст. Архара, известковый карьер, 19 VII 1990.

Aldrovanda vesiculosa L. АЛ, кв. 48, сырой луг у оз. Болотного, 3 VI 1990, О. Сергеева; ЛЛ, кв. 62, сырой луг у оз. Безымянного, VII 1990, О. Сергеева.

Drosera anglica Huds. АЛ, кв. 48, сырой луг у оз. Косого, 6 VI 1990, О. Сергеева.

Potentilla norvegica L. ХЛ, кв. 76, опушка леса, 6 VII 1989. Ранее отмечался Е. Н. Петровым в окр. ст. Кундур, 27 VI 1980.

Prunus glandulosa Thunb. ХЛ, кв. 3, пойменный лес у р. Тарманчукан, залежь, одичавшее, 16 V 1989. Для Южного Амура ранее не приводился.

P. salicina Lindl. ХЛ, кв. 85, точок старой пасеки, одичавшее, 27 V 1989.

Melilotus albus Medik. ХЛ, кв. 87, пойма р. Большой Карапчи, луг у дороги, заносное, 17 VII 1990.

Euonymus maakii Rupr. ЛЛ, кв. 28, кустарниковые заросли, 18 VII 1989; ХЛ, кв. 23, приречный лес у р. Урил, 28 VII 1989.

Viola dactyloides Schult. ХЛ: кв. 4, скальное обнажение в парковом дубняке, 18 V 1989; кв. 12, южный склон хребта в долине р. Дыроватки, луг с выходами скал, 22 V 1989; АЛ, кв. 17, склон Дубового хр., сухой луг, 25 VII 1990.

Circaea quadrisulcata (Maxim.) Franch. et Savat. ХЛ: кв. 4, подошва хр. Вершина Дыроватки, лиственный лес, 22 VII 1989; кв. 75, распадок, хвойно-широколиственный лес, 21 VIII 1990.

Angelica viridiflora (Turcz.) Benth. ex Maxim. ЛЛ, кв. 64, разнотравный луг у опушки леса, 16 VIII 1991. Для Южного Амура ранее не приводился.

Heracleum dissectum Ledeb. ХЛ, кв. 4, подножие хр. Вершина Дыроватки, лиственный лес, 17 VII 1991. Для Южного Амура ранее не приводился.

Trigonotis coreana Nakai. ХЛ: кв. 28, хвойно-широколиственный лес, 28 V 1986, 29 VI 1987; кв. 4, хвойно-широколиственный и лиственный лес, 29 VIII 1985, 16 VI 1986.

T. peduncularis (Trev.) Benth. ex S. Moore et Baker. ХЛ, кв. 4, скальное обнажение, 6 VI 1989.

Amethystea caerulea L. Ранее приводился в списке видов, собранных на сопредельной территории. ЛЛ, кв. 64, у кордона, 26 VIII 1989; ХЛ, кв. 4, на точке бывшей пасеки, 31 VIII 1989.

Lycopus uniflorus Michx. ХЛ: кв. 28, у избушки, 22 IX 1988; кв. 31, дубняк, по сырым местам, 8 VIII 1990; кв. 44, сырой луг, 30 VIII 1989.

Mentha arvensis L. (*M. canadensis* L.). Окр. ст. Кундур, 5 VIII 1980; пос. Архара, сорное, 2 IX 1985; ХЛ: кв. 76, пойма р. Большой Карапчи, подошва сопок, 15 VIII 1990; кв. 85, лес, 14 VIII 1981.

Mazus stachydioides (Turcz.) Maxim. ЛЛ, кв. 60, залежь, 16 VI 1990. Для Южного Амура ранее не приводился.

Limosella aquatica L. Ранее приводился в списке видов, собранных на сопредельной территории. АЛ, кв. 48, лужа на залежи, 9 IX 1991.

Lindernia procumbens (Krock.) Borb. (*L. pyxidaria* L. nom. illeg.). Ранее приводился в списке видов, собранных на сопредельной территории. АЛ, кв. 48, лужа на залежи, 9 IX 1991.

Asineuma japonica (Miq.) Briq. ХЛ, кв. 75, распадок, смешанный лес, 6 VIII 1990.

Aster ageratoides Turcz. ЛЛ, кв. 64, разнотравный луг, 26 VIII 1989; ХЛ, кв. 4, поляна в лиственном лесу, 31 VIII 1989. Для Южного Амура ранее не приводился.

Galinsoga parviflora Cav. Ранее приводился для сопредельной территории. АЛ, кв. 12, у кордона, 26 VII 1990.

Tanacetum vulgare L. Пос. Архара, у дороги, 5 VIII 1986; ХЛ, кв. 54, пойма ключа Малая Карапча, кустарниковые заросли, 30 VIII 1989.

Artemisia sieversiana Willd. АЛ, кв. 48, луг на месте бывшего скотного двора, 17 VII 1990.

Saussurea umbrosa Kom. ХЛ, кв. 4, хвойно-широколиственный лес по распадку, 17 VIII 1990.

Carduus crispus L. Ранее приводился в списке видов, собранных на сопредельной территории. ХЛ: кв. 22, по дороге в лиственном лесу, 18 VII 1991; кв. 29, на ж.-д. насыпи, 17 VIII 1988, 30 VIII 1989.

Cirsium shantarense Trautv. et Mey. ХЛ: кв. 3, подошва хр. Вершина Дыроватки, опушка лиственного леса, 7 VII 1989; кв. 22, подножие сопки, лиственный лес, 18 VII 1991.

Lactuca raddeana Maxim. ХЛ: кв. 31, дубняк леспедециевый, 28 VII 1989; кв. 86, дубняк, 21 VIII 1990.

Виды, отмеченные для сопредельной территории

Typha laxmanni Lepech. Указывался в списке видов, приводимых для территории заповедника по литературным данным. Пос. Архара, кюветы с застойной водой, VII 1989.

Dactylis glomerata L. Пос. Архара, заносное, 28 VI 1991.

Cyperus glomeratus L. Пос. Архара, болото, на насыпном песке, 9 IX 1991.

Lilium lancifolium Thunb. (*L. tigrinum* Ker-Gawl.). Пос. Архара, культивируется, 20 VII 1990.

Salsola collina Pall. Пос. Архара, на песке, сорное, 1 IX 1990.

Amaranthus lividus L. Пос. Архара, сорное, 2 VIII 1990.

Arenaria juncea Bieb. Окр. пос. Архара, остепненный луг на склоне сопки, 25 VIII 1989.

Silene tolmatchevii Bicquet (*Melandrium saxatile* (Turcz. ex Fisch. et Mey.) A. Br., non *Silene saxatile* Sims.). Пос. Архара, ж.-д. насыпь, 10 VII 1990. Для Южного Амура ранее не приводился.

S. noctiflora (L.) Fries. Пос. Архара, ж.-д. насыпь, заносное, 22 VIII 1990. Для Южного Амура ранее не приводился.

Dianthus barbatus L. Ст. Кундур, 27 VI 1980, Е. Петров. Для Южного Амура и Нижне-Зейского флористического района ранее не приводился.

Sinapis alba L. Пос. Архара, ж.-д. насыпь, заносное, 5 VIII 1990. Для Южного Амура и Нижне-Зейского флористического района ранее не приводился.

Brassica juncea (L.) Czern. Ст. Отроги у ХЛ, ж.-д. насыпь, заносное, 5 IX 1990. Для Южного Амура и Нижне-Зейского флористического района ранее не приводился.

Barbarea vulgaris R. Br. Пос. Архара, ж.-д. насыпь, заносное, 30 V 1991. Для Южного Амура и Нижне-Зейского флористического района ранее не приводился.

Rorippa hispida (Desv.) Britt. (*R. barbareifolia* (DC.) Kitag.). Пос. Архара, сорное, 10 VIII 1989.

Erysimum hieracifolium L. (*E. boreale* C. A. Mey.). Ст. Кундур, 20 VII 1980, Е. Петров.

Rubus crataegifolius Bunge. ХЛ, кв. 2, ж.-д. насыпь, 16 IX 1988, 1 VII 1989.

Sanguisorba tenuifolia Fisch. ex Link. ЛЛ, сухой луг, 28 VIII 1986.

Medicago falcata L. (*M. romanica* Prod.). ХЛ, кв. 22, ж.-д. насыпь, заносное, 18 VII 1991.

Trifolium arvense L. ХЛ, кв. 76, песчаный берег р. Кундурки, заносное, 5 VIII 1990.

Vicia sativa L. АЛ, луг, заносное, 23 VII 1990. Для Нижне-Зейского флористического района ранее не приводился.

V. hirsuta (L.) S. F. Gray. АЛ, луг, заносное, 23 VII 1990.

Celastrus flagellaris Rupr. Пос. Архара, культивируется, 7 VI 1989.

Acer negundo L. Пос. Архара, культивируется, 11 VIII 1990. Для Южного Амура и Нижне-Зейского флористического района ранее не приводился.

Abutilon theophrasti Medik. Пос. Архара, сорное, 2 VIII 1990.

Malva pusilla Smith (*M. rotundifolia* L. p. p.). Д. Сагибово у ЛЛ, сорное, 21 VII 1990.

Sphallerocarpus gracilis (Bess. ex Trev.) K.-Pol. Пос. Архара, ж.-д. насыпь, 22 VIII 1990.

Anethum graveolens L. Пос. Архара, культивируется и как сорное, 2 VIII 1990.

Daucus carota L. Пос. Архара, сорное, 2 VIII 1990.

Gentiana macrophylla Pall. АЛ, близ д. Скобельцино, сухой луг на сопке у слияния Амура и Буреи, 14 VIII 1988. Для Южного Амура ранее не приводился.

Schizonepeta multifida (L.) Briq. (*Nepeta multifida* L.). ХЛ, у кв. 2, сухой луг на склоне сопки, 19 VIII 1990.

Dracocephalum nutans L. Пос. Архара, ж.-д. насыпь, 7 VI 1990.

Phlomis tuberosa L. Пос. Архара, ж.-д. насыпь, заносное, 10 VII 1990.

Linaria vulgaris Mill. ХЛ, кв. 2, ж.-д. насыпь, 26 VII 1985. Для Южного Амура ранее не приводился.

Rhinanthus vernalis (N. Zing.) Schischk. et Serg. ХЛ, кв. 4, разнотравный луг, заносное, 9 VII 1990. Для Южного Амура ранее не приводился.

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray (*E. echinata* (Muehl.) Vass.). Пос. Архара, сорное, 17 VIII 1990.

Aster novi-belgii L. Пос. Архара, культивируется, 5 X 1991. Для Южного Амура ранее не приводился.

Ambrosia artemisiifolia L. Пос. Архара, сорное, 15 VIII 1990. Для Южного Амура приводился только для окрестностей Хабаровска (Шлотгауэр, Небайкин, 1984) и ст. Вяземской (Антонова, 1991).

Helianthus annuus L. Пос. Архара, сорное, 8 VIII 1991.

Bidens cernua L. В 10 км на северо-запад от пос. Архара, водоем у ст. Журавли, на сплавинах и по берегам, 7 IX 1989.

Artemisia annua L. Д. Сагибово у ЛЛ, заносное и сорное, 16 VIII 1991.

Senecio ambraceus Turcz. ex DC. Пос. Архара, ж.-д. насыпь, 11 VIII 1989. Для Южного Амура ранее не приводился.

Большую помощь в выверке гербарных образцов оказали сотрудники БПИ В. Ю. Баркалов, Т. А. Безделева, Н. С. Пробатова, Н. С. Павлова, за что автор им благодарен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова А. Л. Материалы к адвентивной флоре Хабаровского края // Бюл. ГБС. 1991. Вып. 160. С. 21—23.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—199.

Кудрин С. Г. Адвентивная флора Хинганского государственного заповедника и его окрестностей // Бюл. ГБС. 1991. Вып. 160. С. 23—27.

Кудрин С. Г., Якубов В. В. Сосудистые растения Хинганского заповедника. М., 1991. 66 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985—1989. Т. 1—4.

Шлотгауэр С. Д., Небайкин В. Д. К познанию адвентивной флоры южной части Хабаровского края // Бюл. ГБС. 1984. Вып. 133. С. 42—45.

Хинганский государственный заповедник
Пос. Архара, Амурская обл.

Получено 22 VI 1992

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 0.16 : (582.35 / 582.99(0.89) + 58.082.115) (47 + 57)

Краткий обзор литературы о гербариях и гербарном деле России и стран ближнего зарубежья (по фондам Библиотеки Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук)[1]

M. G. BATURINA, M. B. CHERNOBAEVA. A BRIEF REVIEW OF THE LITERATURE DEVOTED TO HERBARIA AND HERBARIUM TECHNIQUES IN RUSSIA AND ITS NEIGHBOURING COUNTRIES (BASED ON DATA IN THE LIBRARY OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE RusAcSci)

Светлой памяти Моисея Эльевича Кирпичникова посвящается

В настоящем обзоре представлена литература, опубликованная преимущественно в России, а также в странах, прежде входивших в состав СССР,[2] и в основном имеющаяся в фондах Библиотеки Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Сводка по некоторым причинам не претендует на исчерпывающую полноту, одной из них является отсутствие в Библиотеке ряда изданий, и эти лакуны не удается восполнить.

При составлении обзора чаще всего использовались следующие источники: И. Т. Васильченко и Л. И. Васильева (1975), В. И. Липский (1913/1915), С. Ю. Липшиц (1945—1952), А. К. Скворцов (1977), F. Stafleu и R. Cowan (1976—1988), E. Trautvetter (1880).

Литература о мхах и низших растениях не представлена.

Обзору предшествует список индексов гербариев, цитируемых по «Index Herbariorum» (1990).

Обзор состоит из 7 разделов:

1) общая литература о гербариях и гербаризации;
2) литература о гербариях отдельных учреждений;
3) литература о гербариях отдельных ученых и коллекторов;
4) литература о типовых и аутентичных образцах;
5) эксикаты территории бывшего СССР;
6) литература о методах и технике гербаризации;
7) литература о борьбе с вредителями гербарных коллекций.

В каждом разделе литература расположена в алфавитном порядке, причем сначала следует литература, написанная кириллицей, затем — латиницей. Но в разделе о гербариях отдельных ученых и коллекторов литература расположена в хронологическом порядке.

В данной работе библиографические описания сделаны под именем индивидуального автора (авторов), даже если их более трех, что при разыскании литературы может вызвать несоответствие с библиографическими описаниями

[1] В основу этой работы положены материалы, представленные на выставке «Гербарии и гербарное дело стран, ранее входивших в СССР», организованной сотрудниками Библиотеки БИН во время работы Международной конференции «Сохранение ботанических коллекций» (8—10 декабря 1993 г., Санкт-Петербург). Работа публикуется по предложению участников конференции.

[2] Материалы о зарубежных гербариях и методах гербаризации можно найти в библиографии A. Hicks и P. Hicks (1978), где даны ссылки почти на 800 работ.

в каталогах библиотек. Описания включают в себя элементы, достаточные для идентификации и разыскания литературы, а также сведения, важные для ботаников, и сделаны в соответствии с нормами современной орфографии. По мере необходимости после них приведены уточняющие примечания.

Составители выражают искреннюю признательность Моисею Эльевичу Кирпичникову, любезно предоставившему в их распоряжение свою картотеку работ по гербариям и гербаризации и, кроме того, терпеливо отвечавшему на многочисленные вопросы, возникавшие в ходе подготовки рукописи к печати.

Авторы также благодарят Валерия Ивановича Грубова, Андрея Кирилловича Сытина и Дмитрия Викторовича Гельтмана за сделанные ими критические замечания.

Авторы просят присылать дополнения к библиографии на адрес Библиотеки БИН/РАН: 197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. Библиотека Ботанического института РАН.

Список принятых сокращений и условных обозначений: б. г. — без года; б. м. — без места; паг. — пагинация; стб. — столбец; * — звездочкой обозначены издания, не просмотренные de visu, а описанные по библиографическим источникам.

Индексы гербариев

В указателе приведены индексы только тех гербариев, которые указаны в «Index Herbariorum» (1990) и дополнении к нему (Addition..., 1995). Названия учреждений даны в русском переводе, по возможности так, как они называются в настоящий момент. Учреждения, имеющие гербарии, расположены в следующем порядке: государство (Россия, затем остальные государства в порядке алфавита); город (в порядке алфавита); гербарий (в алфавите индексов).

Россия

Владивосток	**VLA**	Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения (ДВО) Российской академии наук (РАН)
Воронеж	**VOR**	Воронежский государственный университет
Донское	**VU**	Заповедник «Галичья гора» Воронежского государственного университета
Екатеринбург	**SVER**	Институт экологии животных и растений Уральского научного центра (УНЦ) РАН
Иркутск	**IRK**	Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения (СО) РАН
Казань	**KAZ**	Казанский государственный университет
Кировск	**KRABG**	Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского филиала РАН
Краснодар	**KBAI**	Кубанский аграрный университет
Красноярск	**KRAS**	Красноярский государственный педагогический университет
Красноярск	**KRF**	Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Майкоп	**CSR**	Кавказский государственный биосферный заповедник
Махачкала	**LENUD**	Дагестанский государственный университет
Москва	**MHA**	Главный ботанический сад РАН
Москва	**MOSM**	Всероссийский научно-исследовальский институт лекарственных растений
Москва	**MOSP**	Московский государственный педагогический университет
Москва	**MW**	Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Нальчик	**AUBSN**	Кабардино-Балкарское отделение Российского ботанического общества
Ново-Александровск	**NABG**	Ботанический сад Сахалинского комплексного научно-исследовательского института

Новосибирск	NS	Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН
Пенза	PKM	Пензенский государственный педагогический институт
Пермь	PERM	Пермский государственный университет им. А. М. Горького
Петрозаводск	PZV	Петрозаводский государственный университет
Ростов-на-Дону	RV	Ростовский государственный университет
Санкт-Петербург	KFTA	Петербургская лесотехническая академия
Санкт-Петербург	LE	Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург	LECB	Петербургский государственный университет
Санкт-Петербург	LEP	Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
Санкт-Петербург	WIR	Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Саратов	SARAT	Саратовский государственный университет
Ставрополь	SBG	Ставропольский ботанический сад
Ставрополь	SMRS	Ставропольский краеведческий музей
Ставрополь	SPI	Ставропольский педагогический институт
Сыктывкар	SYKO	Институт биологии Коми филиала РАН
Томск	TK	Гербарий им. П. Н. Крылова Томского государственного университета
Хабаровск	CHAB	Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства
Южно-Сахалинск	SAK	Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН
Якутск	SASY	Институт биологии Якутского филиала РАН
Ярославль	USPIY	Ярославский государственный педагогический институт им. К. Д. Ушинского

Азербайджан

Баку	BAK	Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН Азербайджанской республики

Армения

Веди	KSRV	Хосровский заповедник
Ереван	AISIY	Армянский научно-исследовательский институт животноводства и ветеринарии
Ереван	APIY	Армянский педагогический институт им. Х. Абовьяна
Ереван	BGAAS	Ботанический сад АН Республики Армения
Ереван	ERCB	Ереванский государственный университет
Ереван	ERE	Институт ботаники АН Республики Армения
Ереван	VIAY	Ветеринарный институт Республики Армения
Ереван	YAI	Армянский сельскохозяйственный институт

Белоруссия

Минск	MSK	Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН Беларуси

Грузия

Батуми	BATU	Батумский ботанический сад
Сухуми	SUCH	Сухумский ботанический сад
Тбилиси	TB	Тбилисский государственный университет
Тбилиси	TBI	Институт ботаники АН Грузии
Тбилиси	TGM	Государственный музей Грузии АН Грузии

Казахстан

Алма-Ата	AA	Институт ботаники Национальной академии наук (НАН) Республики Казахстан

Уральск	PPIU	Уральский педагогический институт им. А. С. Пушкина
Усть-Каменогорск	UKSPI	Усть-Каменогорский педагогический институт

Кыргызстан

Бишкек	FRU	Институт биологии НАН Республики Кыргызстан

Латвия

Рига	RIG	Латвийский университет
Саласпилс	LATV	Институт биологии Латвийской АН

Литва

Вильнюс	BILAS	Институт ботаники Литовской АН
Вильнюс	WI	Вильнюсский государственный университет
Каунас	KA	Каунасский государственный университет

Молдавия

Кишинев	CHIS	Ботанический сад АН Республики Молдова
Кишинев	CHISA	Кишиневский государственный университет

Таджикистан

Душанбе	TAD	Институт ботаники АН Республики Таджикистан

Туркменистан

Ашхабад	ASH	Институт ботаники АН Республики Туркменистан
Репетек	REP	Пустынно-песчаная экспериментальная станция
Чарджоу	RSDR	Репетекский биосферный заповедник

Узбекистан

Ташкент	RNMUT	Узбекский республиканский музей природы
Ташкент	TAK	Ташкентский государственный университет
Ташкент	TASH	Институт ботаники АН Республики Узбекистан

Украина

Днепропетровск	DSU	Днепропетровский университет
Киев	KW	Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
Киев	KWHA	Украинский центральный республиканский ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины
Львов	LW	Львовский государственный университет
Львов	LWA	Львовская сельскохозяйственная опытная станция
Львов	LWS	Львовский природоведческий музей НАН Украины
Одесса	MSUD	Одесский государственный университет им. И. И. Мечникова
Симферополь	SIMF	Крымский педагогический институт
Ужгород	UU	Ужгородский государственный университет
Харьков	CW	Украинский научно-исследовательский институт растениеводства, селекции и генетики
Харьков	CWB	Харьковский ботанический сад
Харьков	CWU	Харьковский государственный университет
Херсон	KHER	Херсонский педагогический институт
Черновцы	CERN	Ботанический институт при Черновицком государственном университете

Черновцы	CHER	Черновицкий государственный университет
Ялта	YALT	Никитский ботанический сад

Эстония

Тарту	EAA	Эстонская сельскохозяйственная академия
Тарту	TAA	Институт зоологии и ботаники АН Эстонии
Тарту	TAM	Государственный музей естественных наук
Тарту	TU	Тартуский университет

1. Общая литература о гербариях и гербаризации

1.1. Бобров Е. Г. Республиканский гербарий и его задачи // Тр. Объед. науч. сессии Молд. фил. АН СССР. Кишинев: Картя молдовеняскэ, 1959. Т. 1. С. 225—229.

1.2. Бородин И. П. Коллекторы и коллекции по флоре Сибири. СПб.: Тип. Имп. Акад. наук, 1908. 247 с. (Тр. Бот. музея Имп. Акад. наук; Вып. 4).

То же. Отд. отт. 1908.

1.3. Васильченко И. Т., Васильева Л. И. Гербарии Советского Союза: Справочник. Л.: Наука, 1975. 60 с.

1.4. Васильченко И. Т. Некоторые актуальные вопросы организации гербарного дела (в связи с выходом книги А. К. Скворцова «Гербарий: Пособие по методике и технике», 1977) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 432—435.

1.5. Васильченко И. Т. О рациональной организации гербариев: [В 3 ч.] // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 12. С. 1723—1726; 1975. Т. 60. № 2. С. 254—256; 1975. Т. 60. № 6. С. 821—823.

1.6. Грубов В. И., Сергиенко Л. А. О состоянии гербариев в СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1507—1511.

1.7. Жадовский А. Е. Коллекции и коллекторы костромской флоры // Тр. Костром. науч. о-ва. 1922. Т. 27. С. 17—23.

То же. Отд. отт. 1922. 9 с.

1.8. Зеленецкий Н. М. Материалы для флоры Крыма // Зап. Имп. Новорос. ун-та. 1906. Т. 102. С. 49—526.

Гл. 3: Сведения о ботанических коллекциях Крыма. С. 210—232, 499—502.

1.9. Комаров В. Л. Введение к флорам Китая и Монголии. Вып. 1. СПб.: Типо-лит. Герольд, 1908. 176 с. (Тр. С.-Петерб. бот. сада; Т. 29. Вып. 1).

То же. Отд. отт. 1908.

Гл. 3: Гербарный материал по флорам Китая и Монголии. С. 30—48.

1.10. Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. Т. 1. СПб.: Типо-лит. Герольд, 1901. 559 с. (Тр. С.-Петерб. бот. сада; Т. 20).

То же. Отд. отт. 1901.

Гл. 4: Гербарии маньчжурской флоры. С. 64—69.

1.11. Лавренко Е. М., Скворцов А. К., Тахтаджян А. Л., Тихомиров В. Н., Юрцев Б. А. Гербарии: значение для общества, современное состояние, перспективы // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1973. № 1. С. 5—12.

1.12. Липский В. И. Флора Кавказа: Свод сведений о флоре Кавказа за двухсотлетний период ее исследования, начиная от Турнефора и кончая XIX в. СПб., 1899. XV, 584 с. (Тр. Тифлис. бот. сада; Вып. 4).

Гл. 3: Сведения о кавказских ботанических коллекциях. С. 133—156, 559—561.

1.13. Липский В. И. Флора Средней Азии, т. е. Русского Туркестана и ханств Бухары и Хивы. Ч. 3. Ботанические коллекции из Средней Азии // Тр. Тифлис. бот. сада. 1905. Вып. 7. Кн. 3. С. 335—841.

1.14. Скворцов А. К. Гербарий — основа систематической и географической ботаники // Природа. 1973. № 9. С. 2—9.

1.15. Станков С. С., Елевтерская З. М. Коллекторы и коллекции по флоре Нижегородской губернии // Производительные силы Нижегородской губернии. Н. Новгород, 1927. Вып. 6. С. 121—160.

То же. Отд. отт. 1928.

1.16. **Павлов В. Н.** О справочной литературе и о роли гербариев в научной работе: (В порядке обсуждения) // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 12. С. 1834—1835.

1.17. **Пополнение** гербарного фонда СССР // Лапин П. И., Некрасов В. И., Плотникова Л. С. и др. Интродукция и охрана растений в СССР и США. М.: Наука, 1986. С. 85—90.

1.18. **Федченко Б. А., Ларин И. В.** Растительность Уральской губернии // Тр. О-ва изучения Казахстана (Киргизского края). 1925. Т. 6. С. 109—193.

Ч. 3: Ботанические коллекции. С. 187—193.

1.19. **Юрцев Б. А.** Тревожный сигнал о состоянии крупных систематических коллекций // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 9. С. 1179—1180.

Примечание. Отклик на статью Wilson E. O. The plight of taxonomy // Ecology. 1971. Vol. 52. N 5. P. 741.

1.20. **Geltman D. V.** Herbaria of Russia and neighboring countries as centres of regional floristic projects // Botanical collections and scietific reseach: Proc. of the International meeting for the 150 years of the Herbarium Centrale Italicum, Firenze, 16—18 Sept. 1992. Firenze, 1993. P. 229—233. (Webbia; Vol. 48).

1.21. **Jeffrey C.** Systematic botany in the states successor to the Soviet Union // Taxon. 1994. Vol. 43. N 2. P. 233—239.

Примечание. Статья о бедственном состоянии гербариев бывшего СССР и оказании помощи зарубежными странами.

1.22. **Mirek Z., Piękoś-Mirkowa H.** Zbiory zielnikowe w ZSRR-baza prac z zakresu systematyki i geografii roślin // Wiadom. bot. 1978. T. 22. Z. 2. P. 123—126.

1.23. **Mowszowicz J.** Przeglad ważniejszych herbariów-zielników zwiazku Radzieckiego // Kosmos (PRL). 1977. T. A26. N 6. P. 571—582.

2. Литература о гербариях отдельных учреждений

Материал расположен в следующем порядке: государство (Россия, затем остальные государства в порядке алфавита); город (в алфавите названий); гербарий (в алфавите индексов, затем гербарии, индексы которым не присвоены).

Россия

Борок

2.1. **Артеменко В. И.** 25 лет гербарию Института биологии внутренних вод АН СССР // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 555—556.

2.2. **Лисицына Л. И., Артеменко В. И.** Гербарий Института биологии внутренних вод АН СССР // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1978. Т. 37. С. 3.

Владивосток

VLA

2.3. **Воробьев Д. П.** Гербарий Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра Академии наук СССР // Биологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 29—31.

2.4. **Харкевич С. С.** Дальневосточный региональный гербарий сосудистых растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1706—1711.

2.5. **Харкевич С. С.** Новый этап в развитии Дальневосточного регионального гербария сосудистых растений // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 83—91.

Примечание. В статье приведен список типовых образцов, хранящихся в гербарии.

2.6. **Харкевич С. С.** 70-летие Дальневосточного регионального гербария сосудистых растений // Комаровские чтения. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1988. Вып. 35. С. 3—10.

2.7. **Ворошилова Г. И.** Роль гербария и его использование в процессе преподавания ботанических дисциплин // Организация региональных флористических исследований и

методика преподавания ботанических дисциплин в университетах РСФСР: Межвуз. сб. науч. ст. Сыктывкар; Пермь: Перм. ун-т, 1984. С. 113—115.

Примечание. Статья о гербарии Дальневосточного университета.

Горький см. *Нижний Новгород*

Екатеринбург

2.8. Глаголев С. А. Гербарий Института биологии Уральского филиала Академии наук СССР. (Отдел флоры и растительности Урала) // Рефераты работ, выполненных в Институте биологии в 1945 г. Свердловск: Изд-во Урал. фил. АН СССР, 1946. С. 21—31.

Красноярск

KRF

2.9. Коропачинский И. Ю., Хлебникова И. П., Кутафьева Н. П. Гербарий Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 557—558.

Куйбышев см. *Самара*

Курск

2.10. Падеревская М. И., Макаренко Л. С., Буянова Р. В., Рудакова Е. В. Гербарий Курского государственного педагогического института (КГПИ) и его значение в изучении флоры Курской области // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР. М.: Изд-во МОИП, 1984. С. 68—69.

Ленинград см. *Санкт-Петербург*

Махачкала

LENUD

2.11. Раджи А. Д. Научный гербарий Дагестанской АССР // Сб. науч. сообщ. Даг. отд-ния ВБО. 1972. Вып. 3. С. 52—56.

Примечание. Статья о гербарии Дагестанского университета.

Минусинск

2.12. Мартьянов Н. М. Минусинский публичный местный музей: Каталог и краткое описание. Томск: Типо-лит. Михайлова, Макушина, 1881. 129 с.

Гл.: Флора. С. 42—44.

2.13. Угринский К. А. Минусинский городской Мартьяновский музей. Ботанический кабинет музея в 1916 г. Харьков: Тип. М. Х. Сергеева, 1912. 12 с.

Разд.: Catalogus anno 1916 a. C. Ugrinsky et W. Koschantschikow revisae partis herbarii musei Minussinensis: (Florae locales plantarum vascularium). С. 5—12.

Москва

MHA

2.14. Скворцов А. К., Проскурякова Г. М. Гербарий Главного ботанического сада Академии наук СССР // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 1. С. 155—161.

Примечание. В статье приведен список типовых образцов, хранящихся в гербарии.

MOSM

2.15. Демидова Л. С., Куваев В. Б., Ларионова Н. А. Гербарий Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных растений // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 10. С. 1521—1524.

Примечание. В статье приведен список типовых образцов, хранящихся в гербарии.

MOSP

2.16. Дервиз-Соколова Т. Г., Еленевский А. Г., Сытин А. К., Хомутова М. С. Гербарий Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 462—463.

MW

2.17. Губанов И. А., Баландина Т. П. Монгольская коллекция Гербария Московского университета // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 3. С. 103—109.

Примечание. В статье приведен список типовых образцов, хранящихся в гербарии.

2.18. Караваев М. Н. Коллекции растений долиннеевского периода, хранящиеся в Гербарии Московского университета // Вестн. МГУ. Сер. 16. 1983. № 3. С. 24—26.

2.19. Караваев М. Н. Русские и иностранные коллекции долиннеевского периода, хранящиеся в Гербарии МГУ // Первая годичная науч. конф., 9—12 марта 1964 г.: Реф. докл. / МГУ им. М. В. Ломоносова. Биол.-почв. фак. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1964. С. 199—201.

2.20. Караваев М. Н. У истоков флористики и гербарного дела в России (по материалам Гербария Московского университета) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 5. С. 126—133.

2.21. Назаров М. И. Гербарий Московского университета, его история, современное состояние и научное значение // Дневник Всесоюз. съезда ботаников в Москве в январе 1926 г. М.: Ассоц. НИИ при физ.-мат. фак. 1 МГУ, 1926. С. 129.

2.22. Назаров М. И. Гербарий Научно-исследовательского института ботаники Московского государственного университета // Бот. журн. СССР. 1936. Т. 21. № 1. С. 127—128.

2.23. Назаров М. И. Травохранилище Московского университета и его гербарные источники по русским и иностранным флорам // Изв. Гл. бот. сада СССР. 1926. Т. 25. Вып. 3. С. 266—314.

2.24. Павлов В. Н., Губанов И. А., Барсукова А. В., Багдасарова Т. В. Гербарий Московского университета (MW). М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. 149 с.

Примечание. В обзоре приведен список типовых образцов, хранящихся в гербарии (с. 40—135); имеются образцы автографов ученых (с. [140—147]).

2.25. Павлов В. Н. Традиции кафедры геоботаники в области флористики и рост Гербария МГУ // Вестн. МГУ. Сер. 6. 1974. № 2. С. 122—125.

2.26. Смирнов П. А. Гербарий Московского университета // Уч. зап. МГУ. 1940. Вып. 54. С. 325—332.

2.27. Hoffmann G. F. Herbarium vivum sive collectio plantarum siccarum Caesareae universitatis Mosquensis. Mosquae; Typ. Univ., 1824—1825.

2.27a. [Ps 1: Continens plantarum copiam sub ipso Linnaeo Upsaliae ann. 1775 collectam, et usque ad ann. 1794 continuatam a Fr. Ehrhart]. Publicae utilitatis causa in ordinem secundum systema Linnaeanum / Digessit et ed. G. Fr. Hoffmann. 1824. 179 p.

2.27б. [Ps 2: Continens plantarum copiam in omni terra a cel. botanicis collectam, secundum systema Linnaeanum digestam... a G. Fr. Hoffmann / Ed. G. Fr. Hoffmann]. 1825. 467 p.

2.28. Goroschankin I. N. Herbarium vivum sive collectio plantarum siccarum Caesareae universitatis Mosquensis. Ps 3: [Continens plantarum copiam a Carolo Trinio]. Publicae utilitatis causa in ordinem secundum systema Benthami et Hookeri digesta / Red. I. N. Goroschankin // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1885 (1886). T. 61. N 2. P. 1—96 [3-й паг.]; N 3/4. P. 97—224 [4-й паг.]; 1886. T. 62. N 2. P. 225—310, II [2-й паг.].

То же. Отд. отт. Moscou. 1886. II, 310 p.

2.29. Goroschankine I. N. Liste des collections, qui se trouvent dans l'Herbier de l'Université de Moscou. M.: Изд-во Моск. ун-та, 1894. 6 с.

2.30. Goroschankine I. N. Mémoire sur l'état des Herbiers de l'Université Impériale de Moscou et de la Société Impériale des naturalistes de Moscou // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1884. T. 59. N 2. P. 290—303.

О типовых образцах, хранящихся в MW, см. **2.24, 4.2, 4.6—4.8, 4.10**, а также **3.11**.

Нальчик

2.31. Слонов Л. Х. Постановка гербарного дела на кафедре ботаники Кабардино-Балкарского университета // Организация региональных флористических исследований

и методика преподавания ботанических дисциплин в университетах РСФСР. Сыктывкар; Пермь: Перм. ун-т, 1984. С. 115—117.

Нижний Новгород

* 2.32. **Каталог** Естественно-исторического музея Нижегородского губернского земства с объяснительными замечаниями. Вып. 1. Отделы: геологический, почвенный и ботанический. Н. Новгород, 1886. 78 с.

2.33. **Описательный** каталог Естественно-исторического музея Нижегородского губернского земства: Руководство по изучению природы Нижегородского края / Сост. К. Е. Мурашинский. Н. Новгород: Тип. Ройского, Корнеева, 1909—1911.

2.33а. Вып. 2. Отдел ботанический: Гербарий высших растений. [1909]. XXIV, 86 с. + Доп. 1. (С. 87—88).

2.33б. Вып. 2. Доп. 2. 1911. 13 с.

Пенза

PKM

2.34. **Калинин С. Д., Лапина Л. Г.** О заповедниках, гербарии и ботанических садах Среднего Поволжья // Бюл. Гл. бот. сада. 1979. Вып. 112. С. 81—83.

Примечание. Статья о гербарии Пензенского педагогического института (PKM).

Пермь

2.35. **Нимвицкий А. А.** Систематический список коллекции растений окрестностей г. Глазова Вятской губ., находящейся в ботаническом отделе Пермского научно-промышленного музея // Материалы по изучению Пермского края / Перм. Науч.-пром. музей. 1906. Вып. 3. С. 210—264.

Петрозаводск

PZV

2.36. **Гнатюк Е. П., Лантратова А. С., Штанько А. В.** Гербарий Петрозаводского университета // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 26—28.

2.37. **Штанько А. В., Чехонина М. В.** Организация гербарного дела в Петрозаводском университете // Организация региональных флористических исследований и методика преподавания ботанических дисциплин в университетах РСФСР. Сыктывкар; Пермь: Перм. ун-т, 1984. С. 109—112.

Ростов-на-Дону

RV

2.38. **Новопокровский И. В.** Азово-Черноморский краевой гербарий при Биологическом научно-исследовательском институте Ростовского-на-Дону государственного университета // Сов. ботаника. 1937. № 3. С. 110—115.

Самара

2.39. **Плаксина Т. И., Тезикова Т. В., Гусева Л. Н.** Гербарий Куйбышевского областного музея краеведения // Вопр. лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне: Межвуз. сб. Куйбышев: КГУ, 1978. Вып. 3. С. 76—93.

Примечание. В статье дан список растений гербария.

Санкт-Петербург

KFTA

2.40. **Бородин И. П.** Ботанический кабинет Императорского Лесного института в начале второго столетия его существования: Отчет за 35 лет. СПб.: Типо-лит. Фроловой, 1905. 160 с. (Изв. Имп. Лесн. ин-та; Вып. 12).

Разд.: Общий гербарий. С. 16—28.
Разд.: Русский гербарий. С. 28—44.

*2.41. **Бородин И. П.** Правила пользования гербариями Ботанического кабинета Лесного института. СПб., 1900. 2 с.

2.42. **Borodin I. P.** Die in St. Petersburg befindlichen Herbarien und botanischen Museen // Bot. Centralbl. 1893. Bd 56. P. 353—356.

LE

2.43. **Бобров Е. Г.** Ботанический музей Академии наук // От Аптекарского огорода до Ботанического института: Очерки по истории Ботанического института АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1957. С. 72—80.

2.44. **Буш Н. А.** Гербарий Ботанического института Академии наук // Вестн. АН СССР. 1993. № 5. С. 39—42.

2.45. **Васильченко И. Т.** Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова // Вестн. АН СССР. 1969. № 4. С. 87—89.

2.46. **Васильченко И. Т.** Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР: (К 250-летию Ботанического института) // Бот. журн. 1965. Т. 59. № 10. С. 1481—1485.

2.47. **Васильченко И. Т.** Гербарию Ботанического института Академии наук СССР 150 лет // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 620—623.

2.48. **Инструкция** для Гербария Императорского С.-Петербургского ботанического сада // Изв. С.-Петерб. бот. сада. 1905. Т. 5. Вып. 3. С. 113—118.

То же. Отд. отт. СПб.: Типо-лит. Герольд, 1905. 6 с.

2.49. **Липский В. И.** Гербарий Императорского С.-Петербургского ботанического сада (1823—1908). 2-е изд., испр. и доп. Юрьев: Тип. К. Маттисена, 1908. 238 с.

1-е изд. — 1898 г.

2.50. **Липшиц С. Ю., Васильченко И. Т.** Центральный гербарий СССР: Исторический очерк. Л.: Наука, 1968. 141 с.

Примечание. В очерке имеются образцы автографов ботаников. С. 83—136.

2.51. **Положение** о гербариях типов Гербария высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. [Л., 1967]. 5с.

Примечание. Положение составлено И. Т. Васильченко.

2.52. **Правила** пользования Гербарием высших растений Ботанического института Академии наук СССР / АН СССР. Бот. ин-т. им. В. Л. Комарова; Утв. А. А. Федоровым. Л.: Наука, 1965. 7 с.

2.53. **Рожевиц Р. Ю.** Как долго может сохраниться гербарий? // Природа. 1939. № 3. С. 114—116.

Примечание. Статья о гербариях доктора Энса (врача Елизаветы Петровны) и Роберта Арескина (лейб-медика Петра I), а также о 6 гербарных листах засушенных растений, украшавших гробницу Рамзеса II и принцессы Нси-Хонсу (1000—1100 гг. до н. э.).

2.54. **Рупрехт Ф. И.** Очерк истории Ботанического музея // Зап. Имп. Акад. наук. 1864. Т. 5. Вып. 2. С. 139—162.

Примечание. Сведения о гербарных коллекциях. С. 139—155.

2.55. **Траутфеттер Э. Р. Э.** Краткий очерк истории Императорского С.-Петербургского ботанического сада // Тр. С.-Петерб. бот. сада. 1873. Т. 2. С. 145—304.

Гербарий. С. 214—220.

То же. Отд. отт. СПб.: Тип. В. В. Пратц, 1873. 160 с.

Гербарий. С. 70—76.

2.56. **Федченко Б. А.** Гербарий Императорского С.-Петербургского ботанического сада // Имп. С.-Петербургский ботанический сад за 200 лет его существования (1713—1913) / Под ред. А. А. Фишера-фон-Вальдегейма. СПб.: Тип. Герольд, 1913. Ч. 2. С. 1—38.

2.57. **Федченко Б. А.** Гербарий Императорского С.-Петербургского ботанического сада // Рус. бот. журн. 1909. № 3/4. С. 35—36.

2.58. **Шишкин Б. К.** Ботанический музей Академии наук и Гербарий Главного ботанического сада в годы 1917—1931 // От Аптекарского огорода до Ботанического института: Очерки по истории Ботанического института АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 81—86.

2.59. Herder F. G. Die in St. Petersburg befindlichen Herbarien und botanischen Museen // Bot. Centralbl. 1893. Bd 55. P. 257—269, 289—298.

То же. Отд. отт. Cassel: Druck von Gebrüder Gotthelft. 21 p.

2.60. Herder F. G. Uebersicht über die botanische beschreibende Literatur und die botanischen Sammlungen des Kaiserlichen botanischen Gartens in St. Petersburg, nach den Gouvernements und Gebieten des europäischen und asiatischen Russlands zusammengestellt // Bot. Centralbl. 1894. Bd 58. P. 385—392.

2.61. Jeffrey C. The condition of the Leningrad Herbarium // Taxon. 1991. Vol. 40. N 3. P. 459—460.

Примечание. Статья о бедственном состоянии здания Гербария и Библиотеки БИН и необходимости оказания финансовой помощи зарубежными странами.

2.62. Shetler S. G. The Komarov Botanical institute: 250 years of russian research. Washington: Smithsonian Inst. Press, 1967. 240 p.

О типовых образцах, хранящихся в LE, см. **4.3, 4.9, 4.13, 4.25**, а также **3.35.**

LECB

2.63. Василюхина М. А., Шмидт В. М. Гербарий кафедры ботаники Ленинградского государственного университета и его пополнение за 1975—1980 гг. // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1698—1699.

WIR [LEP]

2.64. Гербарий Всесоюзного ордена Ленина научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова / Сост. В. А. Борковская, С. С. Восканьян; под ред. В. В. Никитина. Л., 1969. 91 с. (Каталог ВИР; Вып. 45).

2.65. Никитин В. В., Ульянова Т. Н. История гербария ВИР // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1975. Т. 56. Вып. 1. С. 121—124.

2.66. Перечень таксонов, поступивших в гербарий ВИР из-за рубежа с 1968 по 1977 г. / Сост. Н. И. Белорез; под ред. О. Н. Коровиной. Л., 1980. 60 с. (Каталог Мировой коллекции ВИР; Вып. 274).

О типовых образцах WIR см. **4.11.**

Свердловск см. *Екатеринбург*

Сыктывкар

2.67. Акульшина Н. П. О гербарии кафедры ботаники Сыктывкарского университета // Организация региональных флористических исследований и методика преподавания ботанических дисциплин в университетах РСФСР. Сыктывкар; Пермь: Перм. ун-т, 1984. С. 106—109.

Тобольск

2.68. Пигнатти В. Н. Гербарий Тобольского губернского музея: [В 3 ч.].

2.68а. Ч. 1: Список растений окрестностей г. Тобольска // Ежегодник Тобол. губерн. музея. [За 1909 год]. 1911. Вып. 19. С. 1—36 (2-й паг.).

2.68б. Ч. 2: Список растений окрестностей г. Тобольска. Доп. // Там же. [За 1910 год]. 1912. Вып. 20. С. 1—12 (4-й паг.).

2.68в. Ч. 3: Список растений, собранных в окрестностях бухты Находки на западном берегу Обской губы // Там же. [За 1914 год]. 1915. Вып. 24. С. 1—14 (3-й паг.).

Томск

TK

2.69. Положий А. В. Гербарий имени П. Н. Крылова в Томском университете: (К 100-летию со времени основания). Томск: Изд-во ТГУ, 1986. 86 с.

2.70. Положий А. В. Гербарий имени П. Н. Крылова при Томском университете // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 10. С. 1574—1578.

2.71. Положий А. В. Гербарий Томского университета и его роль в изучении растительного покрова Сибири // Изв. СО АН СССР. 1986. № 6. Сер. Биол. науки. Вып. 1. С. 11—16.

2.72. **Положий А. В.** Гербарий Томского университета как база учебной и научной работы // Организация региональных флористических исследований и методика преподавания ботанических дисциплин в университетах РСФСР. Сыктывкар; Пермь: Перм. ун-т, 1984. С. 100—106.

2.73. **Положий А. В.** Первый центр ботанической науки в Сибири: (К 100-летию Гербария им. П. Н. Крылова в Томском университете) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 3. С. 395—399.

2.74. **Сергиевская Л. П.** Гербарий имени П. Н. Крылова при Томском государственном университете им. В. В. Куйбышева: (К 75-летию со дня основания). Томск: Изд-во ТГУ, 1961. 56 с.

2.75. **Сергиевская Л. П.** К 60-летию Гербария имени П. Н. Крылова // Уч. зап. Томск. ун-та. 1946. № 2. С. 3—15.

О типовых образцах, хранящихся в **ТК**, см. **4.24.**

Уфа

2.76. **Мулдашев А. А., Гуфранова И. Б.** Материалы по изучению флоры Башкирии // Ресурсы и интродукция растений в Башкирии. Уфа: БФ АН СССР, 1983. С. 13—18.

Примечание. Статья о гербарии Института биологии Башкирского филиала АН СССР.

Чита

2.77. **Антонова Г. Ф.** Гербарий Читинского областного краеведческого музея // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1668—1671.

Азербайджан

Баку

2.78. **Ахундов Г. Ф., Фаталиев Р. А.** Гербарии Баку, история и современное состояние // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 4. С. 618—622.

BAK

О типовых образцах, хранящихся в **BAK**, см. **4.1.**

Белоруссия

Гомель

2.79. **Паламарчук А. С., Паламарчук Г. Л.** Гербарий Белорусского Полесья кафедры ботаники Гомельского университета // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 7. С. 1037—1040.

Минск

2.80. **Козловская Н. В.** Гербарий Института биологии Академии наук БССР // Ботаника: Исследования / Белорус. отд-ние ВБО. 1963. Вып. 5. С. 236—237.

2.81. **Моисеева А. Б.** Гербарий интродуцированных растений ЦБС АН БССР // Интродукция растений и зеленое строительство. Минск: Наука и техника, 1974. С. 235—237.

Грузия

Тбилиси

TGM

2.82. **Радде Г. И.** Коллекции Кавказского музея. Т. 2. Ботаника. Тифлис: Тип. Канцелярии главноначальствующего гражданскою частью на Кавказе, 1901. 201 с.

О типовых образцах, хранящихся в гербарии, см. **4.15—4.23, 4.25.**

TBI

2.83. **Гвинианидзе З. И., Кутателадзе Ш. И.** Гербарий Института ботаники имени Н. Н. Кецховели АН ГССР (Тбилиси) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 396—400.

Казахстан

Алма-Ата

AA

2.84. **Голоскоков В. П.** Гербарий и флористическая изученность Казахстана // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР. 1961. Т. 10. С. 3—22.

О типовых образцах, хранящихся в гербарии, см. **4.4.**

2.85. **Казенас О. Д.** Гербарий для комплексных исследований (Гипрозем Госагропрома КазССР) // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1986. № 5. С. 91.

Латвия

Рига

RIG

* 2.86. **Apala Dz., Vimba E., Svinka E.** Augu kolekcijas = [Коллекция растений]. Riga: Liesma, 1965. 156 p.

Молдавия

Кишинев

CHIS

2.87. **Гейдеман Т. С.** Гербарий Ботанического сада Академии наук Молдавской ССР // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 2. С. 290—291.

Украина[3]

2.88. **Барбарич А. И.** Гербарна справа на Украіні // Укр. бот. журн. 1970. Т. 27. № 5. С. 665—667.

2.89. **Стоянів Ю.** Гербаріі української флори // Укр. бот. журн. 1924. Т. 2. С. 55—62.

2.90. **Харкевич С. С.** Сучасний стан та завдання розитку гербарноі справи в системі ботанічних садів Украіні і Молдавіі // Інтродукція та акліматизація рослин на Украіні. Київ: Наук. думка, 1971. Вип. 5. С. 207—212.

2.91. **Wasser S. P.** The present state of herbaria in the Ukraine // Botanical collections and scientific research: Proc. of the International meeting for the 150 years of the Herbarium Centrale Italicum, Firenze, 16—18 Sept. 1992. Firenze, 1993. P. 245—246. (Webbia; Vol. 48).

Донецк

2.92. **Кондратюк Є. М., Бурда Р. І., Остапко В. М.** Гербарій Донецького ботанічного саду АН УРСР // Укр. бот. журн. 1985. Т. 42. № 5. С. 91—92.

Примечание. В статье приведен список типовых образцов, хранящихся в гербарии.

Житомир

2.93. **Кондратюк Е. Н.** Восстановлен гербарий Житомирского музея // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 4. С. 462.

[3] Когда рукопись была сдана в печать, пришла книга: Гербарії України. Київ, 1995. 126 с.

Киев

KW

2.94. Барбарич А. И., Котов М. И., Омельчук-Мякушко Т. Я. Центрально-республиканский гербарий в Киеве // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 5. С. 764—769.

2.95. Зеров Д. Ботанічний кабінет та гербарій Української Академії наук в м. Київі // Укр. бот. журн. 1924. Т. 2. С. 86.

2.96. Wasser S. P. Personal herbarium collections of the National Herbarium of the Ukraine // Botanical collections and scientific research: Proc. of the International meeting for the 150 years of the Herbarium Centrale Italicum, Firenze, 16—18 Sept. 1992. Firenze, 1993. P. 385—386. (Webbia; Vol. 48).

KWHA

2.97. Гришко М. М., Соколовський О. І., Харкевич С. С. Про створення в Ботанічному саду АН УРСР довідкового гербарію рослин, вирощуваних в ботанічних садах УРСР // Вісн. Бот. саду АН УРСР. 1959. № 1. С. 142—143.

2.98. Харкевич С. С. Гербарий Центрального республиканского ботанического сада Академии наук Украинской ССР в Киеве // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1680—1682.

Львов

LWS

2.99. Биосистематическая структура музейных фондов // Гос. природоведческий музей АН УССР. Львов, 1989. 121 л. Деп. в ВИНИТИ 18.01.1989. № 1634-В89.

Разд.: [О гербариях] / Ю. И. Кияшко, А. С. Климишин, А. К. Малиновский. Л. 4—29.

2.100. Каталог музейних фондів, [1976]—1981. [В 4 вып.] / АН УРСР. Держав. природознав. музей. Київ: Наук. думка, 1976—1982.

2.100а. [1976]. 1976. 94 с. Разд.: [О гербариях]. С. 73—86.

2.100б. 1977. 1978. 269 с. Разд.: [О гербариях]. С. 92—168.

2.100в. 1978. 1979. 143 с. Разд.: [О гербариях]. С. 18—46.

2.100г. 1981. 1982. 148 с. Разд.: [О гербариях]. С. 5—61.

Полтава

2.101. Іллічевський С. Гербарій Полтавського державного музею // Зборн. Полтав. держав. музею. 1928. Т. 1. С. 1—86.

Примечание. В статье дан список растений гербария. С. 6—86.

Симферополь

2.102. Кобечиньска В. Г. Гербарій Сімферопольского державного университету ім. М. В. Фрунзе // Укр. бот. журн. 1979. Т. 36. № 4. С. 389—391.

Харьков

CWB

2.103. Лавренко Е. М. Сучасний стан гербаріїв Харківського ботанічного саду // Укр. бот. журн. 1924. Т. 2. С. 86—87.

CWU

2.104. Арнольди В. М. Список гербариев Императорского Харьковского университета // Работы Ботанического института Харьковского университета. [Харьков, 1915]. Вып. 2. № 16. С. 1—20. [Отд. отт. из: Уч. зап. Харьков. ун-та. 1911].

2.105. Ширяев Г. Гербарии и обменные учреждения: Из истории одного научного учреждения (Гербарий Харьковского университета) // Тр. Бот. сада Юрьев. ун-та. 1911. Т. 12. Вып. 3. С. 295—297.

2.106. Turczaninow N. S. Catalogus plantarum Herbarii Universitatis Caesareae Charkoviensis. Ps 1. Continens ordines in primo volumine prodromi systematis naturalis Candolleani insertos, ab initio ad Malvaceas, cum animadversionibus et descriptionibus generum et specierum novarum. Charcoviae: Typ. Univ., 1855. 117 p.

Ялта

YALT

2.107. **Косых В. М.** Гербарию Государственного Никитского ботанического сада 60 лет // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 4. С. 585—589.

Примечание. В статье приведен список типовых образцов, хранящихся в гербарии.

2.108. **Попов К. П.** Краткая история и современное состояние Гербария Никитского ботанического сада // Сб. науч. тр. / Никит. бот. сад. 1964. Т. 37. С. 606—614.

2.109. **Чернова Н. М.** Гербарий Никитского ботанического сада им. В. М. Молотова // Бюл. Гл. бот. сада. 1949. Вып. 4. С. 74—75.

Эстония

Тарту

TU

2.110. **Эйхвальд К., Трасс Х.** Ботанические коллекции кафедры систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета // Уч. зап. Тарт. гос. ун-та. 1960. Вып. 93. С. 3—10. (Текст эст. Рез. рус., англ.).

Заповедники

Алтайский заповедник

2.111. **Галанин А. В., Золотухин Н. Н., Марина Л. В.** Гербарий и перспективы флористических исследований в Алтайском заповеднике // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 4. С. 622.

Заповедник «Галичья гора»

VU

2.112. **Голицын С. В., Данилов В. И.** Гербарий Среднерусской возвышенности // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 12. С. 1823—1827.

Жигулевский заповедник

2.113. **Саксонов С. В.** Гербарий Жигулевского заповедника // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1630—1634.

Репетекский заповедник

RSDR

2.114. **Михельсон О. А.** Гербарий Репетекского заповедника // Изв. АН ТуркмССР. 1954. № 5. С. 93—94.

Центрально-Черноземный заповедник

2.115. **Игнатенко О. С.** Гербарий и перспективы флористических исследований в Центрально-Черноземном заповеднике // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 567.

3. Литература о гербариях отдельных ученых и коллекторов

Первые русские гербарии

3.1. **Fischer G.** [Гербарий Петра I] // Mem. Soc. Nat. Moscou. 1812. T. 3. P. III—VI.

3.2. **Сюзев П. В.** Ботаническая старина // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1904 (1905). T. 18. P. 427—434.

Примечание. Статья о гербарии лейб-медика Петра I Роберта Арескина.

3.3. Караваев М. Н. Старейшая коллекция растений Санкт-Петербургской флоры: (Сборы акад. И. Аммана в начале XVIII в.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 4. С. 148—150.

Примечание. Гербарий хранится в БИН РАН (LE).

3.4. Княжецкая Е. К. У истоков русской ботаники: (К 300-летию со дня рождения Петра I) // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 1. С. 139—147.

Примечание. Сведения о гербариях Петра I и лейб-медика Петра I Роберта Арескина.

3.5. Караваев М. Н., Баландин С. А. Гербарий Екатерины II и английский «дипломатический букет» // Природа. 1988. № 7. С. 125—128.

Примечание. Сведения о покупке Екатериной II гербария Д. Фрейзера (хранится в гербарии МГУ — MW). В статье также перечислены гербарии, купленные П. Палласом при содействии Екатерины II.

О первых русских гербариях см. также **2.23, 2.53.**

Долиннеевские гербарии

3.6. Караваев М. Н. Об одной из древнейших в мире коллекций растений: (Сборы Д. Гейля (D. Heyl) в окрестностях Падуи в XVI в.) // Вестн. МГУ. Сер. 6. 1964. № 3. С. 65—70.

Примечание. Гербарий хранится в МГУ (MW).

3.7. Караваев М. Н. О древнем собрании растений XVII века из Индии в Гербарии Московского университета // Вестн. МГУ. Сер. 6. 1976. № 2. С. 97—99.

Примечание. Сведения о гербарии Рэдэ (1678—1703).

3.8. Караваев М. Н. Новые коллекции растений XVII в., обнаруженные в Гербарии Московского университета // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 135—137.

Примечание. Статья о гербарии А. Гуго (1686—1760).

О долиннеевских гербариях, хранящихся в MW, см. **2.18, 2.19, 2.21,** хранящихся в LE, см. **2.53** и др.

Гербарий М. И. Адамса (1760—1800)

3.9. Nasaroff M. I. Der Adams'sche Nachlass // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1923/1924. Т. 32. Вып. 3/4. С. 330—360. (Рез. рус.: Реликвии Адамса).

Примечание. Гербарий хранится в МГУ (MW).

Гербарий Ф. К. Биберштейна (1768—1826)

3.10. Смольянинова Л. А. Гербарий Маршалла Биберштейна // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 4. С. 564—565.

Примечание. Гербарий хранится в БИН РАН (LE). Часть коллекции была передана в Юрьев (Тарту).

3.11. Караваев М. Н., Губанов И. А., Шведчикова Н. К. Аутентичные образцы новых видов Ф. Биберштейна, хранящиеся в Гербарии Московского университета (MW) // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14. С. 256—267.

Гербарий Ф. В. Бухгольца (1872—1924)

3.12. Бухгольц Ф. В. Гербарий. Список семенных и споровых растений. 3-е изд., испр. и доп. Е. Линде. Рига: Тип. В. Ф. Геккера, 1917. 73 с. (Естеств.-ист. коллекция гр. Е. П. Шереметевой в с. Михайловском Московской губ.; 1).

1-е изд. — 1897 г., 2-е — 1900 г.

Гербарий И. И. Георги **(1729—1802)** см. *Гербарий К. Б. Триниуса*

Гербарий П. А. Демидова (1710—1788)

3.13. Караваев М. Н. Прокофий Демидов как натуралист и его роль в развитии

ботаники в России XVIII в. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 112—117.

Примечание. О пропавшем гербарии П. Демидова см. на с. 114.

Гербарий Ж. Э. Жильберта (1741—1814) см. *Гербарий Й. Юндзила*

Гербарий Х. Каминга (1791—1865)

3.14. **Бобров А. Е., Губанов И. А.** Типовые образцы папоротников, собранных Камингом, в гербариях Ленинграда и Москвы // Нов. сист. высш. раст. 1979. Т. 16. С. 211—217.

Гербарий Э. Э. Линдеманна (1825—1900)

3.15. **Lindemann E.** Kurze Nachrichten ueber den Bestand meines Herbariums // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1863. T. 36. Pt. 1. P. 233—254.

3.16. **Lindemann E.** Zweiter Bericht über den Bestand meines Herbariums // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1872 (1873). T. 45. Pt. 2. P. 56—101.

3.17. **Lindemann E.** Dritter Bericht über den Bestand meines Herbariums // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1884. T. 60. Pt. 4. P. 265—312. 1885 (1886). T. 61. Pt. 1. P. 37—92.

Примечание. Гербарий Линдеманна хранится в Петербургском университете (LECB), дублеты — в Одесском университете (MSUD) (по: Липшиц, 1947—1952).

Гербарий К. Линнея (1707—1778) см. *Гербарий Д. Ф. Эрхарта*

Гербарий А. М. Мизгера (1835—1891)

3.18. **Алехин В. В.** Гербарий А. Мизгера и исследование курской флоры // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1924. Т. 54. Вып. 3. С. 9—40.

Примечание. В. В. Алехин обнаружил гербарий в Курской классической гимназии.

Гербарий Я. К. Нестеровского (середина XIX в.)

3.19. **Клер О.** О гербарии и каталоге (1852 г.) златоустовской флоры Якова Кононовича Нестеровского // Зап. Урал. о-ва любителей природы. 1874. Т. 1. С. 48—88 (2-й паг.).

Примечание. В 1870 г. гербарий хранился в библиотеке при Златоустовской горной главной конторе. В статье дан каталог гербария.

Гербарий Ю. Пабрежа (1771—1849)

3.20. **Regel C.** Herbarium Pabreža // Mém. Fac. Sci. Univ. Vytautas le Grand. 1932. T. 7. 1 sąs. P. 28—71. (Lingua Lit. Sum. Germ.).

То же // Scirpta Horti bot. Univ. Vytauti Magni. 1932. T. 2. P. 28—62.

То же // Regel C. Fontes florae Lituanae. Kaunas: Raides, 1932. T. 2. P. 28—62. Отд. отт.

Примечание. Гербарий хранился в Каунасе (KA).

Гербарий И. К. Пачоского (1864—1942)

3.21. **Бойко М. Ф., Горлова Н. И.** Гербарий И. К. Пачоского в Херсонском краеведческом музее // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 1. С. 85—86.

Гербарий К. А. Рудольфи (1771—1832) см. *Гербарий К. Б. Триниуса*

Гербарий Ф. Х. Стефана (1757—1814)

3.22. **Stephan F.** Plantes de l'Herbier de Stephan: [Два рукописных каталога 7547 таксонов гербария Стефана, поступившего в 1824 г. в Гербарий Имп. Бот. сада].

3.22а. Catalogue des plantes de l'Herbier de Stephan. 80 с. в 2 стб. На с. 1 заглавие «Plantes de l'Herbier de Stephan».

3.22б. Plantes de l'Herbier de Stephan [279 с.].

Примечание. На титульном листе рукой В. И. Липского написано, что данный экземпляр является более полным, чем предыдущий.

Гербарий К. Б. Триниуса (1778—1844)

3.23. **Караваев М. Н.** Заметки о гербарии И. И. Георги // Нов. сист. высш. раст. 1973. Т. 10. С. 333—336.

Примечание. Сведения о типах Георги, хранящихся в гербарии Триниуса в МГУ (MW).

3.24. **Караваев М. Н.** О коллекции растений члена-корреспондента Российской академии наук К. А. Рудольфи (1771—1832), обнаруженной в Гербарии Московского университета // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 3. С. 146—153.

Примечание. Коллекция Рудольфи хранится в гербарии Триниуса.

3.25. **Караваев М. Н.** О гербарии К. Триниуса, хранящемся в Московском университете // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 1. С. 148—153.

Каталог гербария Триниуса в МГУ (MW) см. **2.28**.

Примечание. Основной гербарий Триниуса хранится в БИН РАН (LE); специальной публикации о нем не обнаружено.

Гербарий Н. С. Турчанинова (1796—1863)

3.26. **Козо-Полянский Б. М.** Два слова о гербарии Турчанинова // Вестн. рус. флоры. 1915. Т. 1. Вып. 3. С. 182—183.

Примечание. Гербарий хранился в Харькове, после войны хранится в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного (KW).

3.27. **М'якушко Т. Я., Глаголева Н. Г., Мельник С. К.** Гербарна колекція типових зразків нових видів М. С. Турчанінова // Укр. бот. журн. 1979. Т. 36. № 1. С. 85—90.

Примечание. Типы хранятся в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного (KW).

3.28. **М'якушко Т. Я., Сіренко І. П., Глаголева Н. Г., Мельник С. К.** Інформаційно-пошукова система гербарної колекції типових зразків новоописів М. С. Турчанінова // Укр. бот. журн. 1981. Т. 38. № 4. С. 71—73.

Примечание. Типы хранятся в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного (KW).

Гербарий И. Г. А. Форстера (1754—1794) и *И. Р. Форстера* (1729—1798)

3.29. **Караваев М. Н.** Новые материалы экспедиции Джеймса Кука в Гербарии МГУ // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1957. Т. 32. Вып. 6. С. 149—150.

3.30. **Караваев М. Н.** Редчайшая коллекция полинезийских растений в МГУ // Вестн. МГУ. Сер. биол., почв., геол., геогр. 1957. № 3. С. 235—242.

3.31. **Митрофанова Н. С.** Гербарий XVIII в. в Московском университете // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1957. Т. 32. Вып. 6. С. 150—151.

3.32. **Митрофанова Н. С.** Анализ гербария Иоганна и Георга Форстеров, хранящегося в Московском государственном университете // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 1. С. 135—137.

3.33. **Караваев М. Н., Меркис А. И.** Гербарий Г. и И. Р. Форстеров // Тр. АН ЛитССР. Сер. В. 1960. № 2 (22). С. 13—22.

Примечание. Сведения о типах И. Р. и Г. А. Форстеров, хранящихся в Гербарии МГУ (MW).

3.34. **Караваев М. Н.** Г. Форстер как ботаник и его ботанические коллекции в СССР // Тр. Ин-та истории естествознания и техники АН СССР. Т. 36. История биологических наук. 1961. Вып. 8. С. 176—201.

3.35. **Бобров А. Е.** Аутентичные образцы И. Р. и И. Г. Форстеров, хранящиеся в

Гербарии Ботанического института (LE) // Нов. сист. высш. раст. 1980. Т. 17. С. 246—254.

О гербарии Форстеров см. также 3.38.

Гербарий И. Ф. Шмальгаузена (1849—1894)

3.36. **Барбарич А. І., Казанська Н. А.** Гербарий І. Ф. Шмальгаузена — завершальний етап флористичних досліджень XIX ст. на півдні Росії // Укр. бот. журн. 1974. Т. 31. № 3. С. 376—379.

Примечание. Гербарий хранится в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного (**KW**).

Гербарий И. О. Шовица (?—1830)

3.37. **Lamond J. M.** The Transcaucasian and Iranian collections of J. N. Szovits // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1973. Vol. 32. N 2. P. 239—245.

Примечание. По данным Липского (см. **1.12**), гербарий хранится в БИН, дублеты — в Киеве, Тарту, Петербургском университете и в Лесной академии.

Гербарий Й. Юндзила (1794—1877)

3.38. **Köhler P.** Collections of 18th century Vilna botanists in the Józef Jundzill herbarium // Plants and people: Economic botany in Northern Europe AD 800—1800: Spec. iss. of Papers from the Botanical society of Scotland symposium held at the Royal botanic garden, Edinburgh, 24—27 Sept., 1993. Edinburgh: Edinb. Univ. Press, 1994. P. 589—593. (Bot. J. Scotland; Vol. 46. Pt 4).

Гербарий Д. Ф. Эрхарта (1742—1792)

3.39. **Britten J.** Friedrich Ehrhart and his exsiccatae // J. Bot. London. 1922. Vol. 60. P. 318—327.

3.40. **Караваев М. Н.** О гербарии Ф. Эрхарта в Московском университете // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68. Вып. 6. С. 167.

3.41. **Караваев М. Н., Барсукова А. В.** Ботанические коллекции Фридриха Эрхарта в Московском университете // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 3. С. 137—139.

Примечание. Сведения об эксикатах Эрхарта.

3.42. **Караваев М. Н., Губанов И. А.** Реликвии Карла Линнея в Гербарии Московского университета // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 3. С. 79—85.

Примечание. Сведения о растениях, собранных, по всей видимости, К. Линнеем.

3.43. **Караваев М. Н., Губанов И. А.** О гербарии Ф. Эрхарта из Упсальского сада, хранящемся в Московском университете // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 4. С. 142—145.

Примечание. Сведения о растениях, собранных Эрхартом. По мнению авторов публикации, этот гербарий может послужить основой для выбора лектотипов.

Каталог гербария см. 2.27а.

Гербарий К. Яблонскиса (1892—1960)

3.44. **Янкявичене Р.** Гербарий проф. К. Яблонскиса (K. Jablonskis) // Вопр. ботаники / АН ЛитССР. Ин-т ботаники. 1962. Т. 2. С. 164—171. (Текст лит. Рез. рус.).

Примечание. Гербарий хранится в Институте ботаники АН ЛитССР (**BILAS**).

Гербарий А. Яунзема (1888—1978)

3.45. **Абеле Г. Т.** Гербарий А. Яунзема (A. Jaunzems) // Редкие растения и животные = Retie augi un dzīvnieki. Рига: ЛатНИИНТИ, 1980. С. 25—28. (Текст латв. Рез. рус.).

Примечание. Гербарий хранится в Латвийском университете (**RIG**).

4. Литература об аутентичных и типовых образцах

4.1. Аскеров А. М., Абдуллаева И. К. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Баку (BAK): [В 2 ч.].

4.1а. Ч. 1 // Нов. сист. высш. раст. 1989. Т. 26. С. 172—178.

4.1б. Ч. 2 // Там же. 1990. Т. 27. С. 171—177.

4.2. Багдасарова Т. В., Губанов И. А. Аутентичные образцы новых таксонов, описанных Н. В. Павловым, хранящиеся в Гербарии Московского университета // Нов. сист. высш. раст. 1975. Т. 12. С. 335—355.

4.3. Васильева И. М. Автентичные образцы из коллекции А. Шамиссо, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) // Нов. сист. высш. раст. 1988. Т. 25. С. 175—178.

4.4. Голоскоков В. П. Гербарий типов растений Казахстана // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. 1963. Вып. 1. С. 1—68.

4.5. Голоскоков В. П. Гербарий типов растений Казахстана. Доп. 1 // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. 1968. Вып. 5. С. 3—14.

4.6. Губанов И. А. Каталог типовых образцов сосудистых растений Гербария Московского университета (MW). М.: Изд-во Моск. ун-та, 1993. 160 с.

Примечание. Предварительные материалы были опубликованы в Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 1, 2, 4.

4.7. Губанов И. А., Багдасарова Т. В. Коллекция типов в Гербарии Московского университета //Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 3. С. 87—94.

4.8. Губанов И. А., Багдасарова Т. В. Типовые образцы новых таксонов, хранящихся в Гербарии // Гербарий Московского университета (MW). М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. С. 40—135.

4.9. Имханицкая Н. Н. Пальмы (*Arecaceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Ленинград): [В 4 ч.].

4.9а. 1. Аутентичные образцы таксонов, описанных Ф. Энгелем // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 33--46.

4.9б. 2. Аутентичные образцы таксонов, описанных Г. Карстеном // Там же. 1987. Т. 24. С. 26—42.

4.9в. 3. Автентичные образцы американских видов // Там же. 1988. Т. 25. С. 32—47.

4.9г. 4. Автентичные образцы видов Старого света // Там же. 1989. Т. 26. С. 16—29.

4.10. Караваев М. Н., Алексеев Ю. Е., Губанов И. А. Типовые образцы осок в Гербарии Московского университета // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 1. С. 130—133.

4.11. Каталог типовых таксонов растений, хранящихся в гербарии ВИР. Ч. 1 / Сост. О. Н. Коровина и др.; ВАСХНИЛ, ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова. Л.: ВИР, 1981. 19 с. (Каталог Мировой коллекции ВИР; Вып. 327).

4.12. Кутателадзе Ш. Номенклатурные типы видов, описанных из окрестностей Тбилиси. Тбилиси: Мецниереба, 1971. 139 с.

4.13. Липшиц С. Ю. Номенклатурные типы видов рода *Saussurea*, хранящиеся в Гербарии Ботанического института Академии наук СССР. 1 // Бот. матер. Герб. БИН. 1963. Т. 22. С. 222—255.

4.14. Магалашвили-Канчавели Т. Д. К установлению классических местонахождений номенклатурных типов некоторых видов Грузии // Сообщ. АН ГССР. 1977. Т. 87. № 2. С. 441—444.

Примечание. Типы хранятся в гербарии Турнефора в Париже.

4.15. Папава В. И. Автентики флоры Кавказа из семейства первоцветных, губоцветных и норичниковых // Вестн. Гос. музея Грузии. 1963. Т. 21А. С. 47—73. (Текст груз. Рез. рус.).

4.16. Папава В. И. Автентичные образцы, хранящиеся в ботаническом фонде Государственного музея Грузии. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1962. 59 с., 31 л. илл.

4.17. Папава В. И. Аутентики кавказской флоры из семейств папоротниковых, злаковых и осоковых // Вестн. Гос. музея Грузии. 1956. Т. 17А. С. 27—43. (Текст груз. Рез. рус.).

4.18. Папава В. И. Аутентики флоры Кавказа из семейства гвоздичных // Вестн. Гос. музея Грузии. 1954. Т. 16А. С. 121—156. (Текст груз. Рез. рус.).

4.19. Папава В. И. Аутентики флоры Кавказа из семейств гераниевых и зонтич-

ных // Вестн. Гос. музея Грузии. 1960 (1961). Т. 20А. С. 83—110. (Текст груз. Рез. рус.).

4.20. **Папава В. И.** Аутентики флоры Кавказа семейства лилейных // Вестн. Гос. музея Грузии. 1954. Т. 16А. С. 69—87. (Текст груз. Рез. рус.).

4.21. **Папава В. И.** Аутентики флоры Кавказа. (Сем. лютиковые, маковые, крестоцветные, толстянковые и камнеломковые) // Вестн. Гос. музея Грузии. 1959. Т. 18А. С. 121—150. (Текст груз. Рез. рус.).

4.22. **Папава В. И.** Аутентики флоры Кавказа семейства сложноцветных // Вестн. Гос. музея Грузии. 1951. Т. 15А. С. 23—48. (Текст груз. Рез. рус.).

4.23. **Папава В. И.** Номенклатурные типы видов флоры Кавказа, хранящиеся в гербарии Государственного музея Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1978. 79 с. (Текст груз. Рез. рус., англ.).

4.24. **Положий А. В., Балашова В. Ф.** Типы таксонов в Гербарии им. П. Н. Крылова. Томск: Изд-во ТГУ, 1989. 48 с.

4.25. **Сосновский Д.** Оригиналы и аутентики представителей флоры Кавказа // Вестн. Гос. музея Грузии. 1943. Т. 12А. С. 203—232. (Текст груз. Рез. рус.).

Примечание. Статья об аутентиках дубов Стевена, хранящихся в Гос. музее Грузии (**TGM**).

Типы Ф. К. Биберштейна см. **3.11.**
Типы И. И. Георги см. **3.22.**
Типы Х. Каминга см. **3.14.**
Типы Н. С. Турчанинова см. **3.29, 3.30.**
Типы И. Г. А. и И. Р. Форстеров см. **3.35, 3.37.**
Типы К. Линнея (?) см. **3.43, 3.44.**
Типы, хранящиеся в МГУ (MW), см. также **2.24.**

5. Эксикаты территории бывшего СССР

Подробные описания эксикат даны в нескольких публикациях. В статье Н. И. Анненкова (1856) приводятся сведения о первых эксикатах, в статье А. И. Барбарича (1972) сделан акцент на эксикаты флоры Украины. Наиболее обобщающей сводкой является работа М. Э. Кирпичникова (1954). Настоящий обзор эксикат составлен на основе этих публикаций с добавлением материала из других библиографических источников.

В конце обзора приведены эксикаты, публикаций о которых разыскать не удалось.

5.1. **Пабо Р., Чоловский К.** Могилевская флора: [В 4 цент.]. Могилев: Губ. тип., 1853—1855. 20 с.

5.2. **Тарачков А. С., Поганко Ф. О.** Названия растений: [В 3 ч. (сотнях)]. Б. м., б. г. 6 с.

5.3. **Тарачков А. С.** Каталог высушенных растений орловской флоры: [Сотня 4—5]. Орел: Тип. губ. правления, 1854—1857.

5.3а. Сотня 4. 1854. 36, IV с.

5.3б. Сотня 5. 1857. 31, [4] с.

Примечание. По данным Н. И. Анненкова (1856), А. С. Тарачков и Ф. О. Поганко издавали эксикаты «сперва в товариществе между собой, а потом отдельно друг от друга. А. С. Тарачковым издано четыре сотни высушенных растений орловской флоры, Ф. О. Поганко — семь». **5.3** является продолжением **5.2**.

5.4. **Тарачков Н. С.** Каталог высушенных растений воронежской флоры. Сотня 1. Воронеж: Тип. губ. правления, 1852. 29 с.

Примечание. По данным Trautvetter (1880), сотни 2—4 эксикат воронежской флоры изданы без публикации брошюр.

5.5. **Annenkoff N. I.** Flora mosquensis exsiccata: [In 5 cent.].

5.5а. Cent 1—2 // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1849. T. 22. N 4. P. 620—624.

5.5б. Cent 3 // Там же. 1850. T. 23. N 2. P. [680]—681.

5.5в. Cent 4—5 // Там же. 1851. T. 24. N 1. P. 347—350.

5.6. **Busch N. A., Marcowicz B. B., Woronow G. N.** Schedae ad floram Caucasicam exsiccatam, ab Horto botanico Imperiali Petropolitano editam: [In 15 fasc.].

5.6а. Fasc. 1—2 // Тр. С.-Петерб. бот. сада. 1905. Т. 24. № 3. С. 557—569.
5.6б. Fasc. 3 // Там же. 1906. Т. 26. № 1. С. 61—69.
5.6в. Fasc. 4 // Там же. 1907. Т. 26. № 2. С. 617—627.
5.6г. Fasc. 5—6 // Там же. 1908. Т. 28. № 1. С. 83—95.
5.6д. Fasc. 7—10 // Там же. 1908. Т. 28. № 2. С. 369—393.
5.6е. Fasc. 11—14 // Там же. 1909. Т. 28. № 3. С. 427—451.
5.6ж. Fasc. 15 / N. A. Busch, N. I. Kusnezow, B. B. Marcowicz // Там же. 1911. Т. 28. № 4. С. 515—523.

5.7. **Delectus** [1—8] plantarum exsiccatarum quas anno [1898—1913] permutationi offert Hortus botanicus Universitatis Jurjevensis = Каталог [1—8] сухих растений, предлагаемых в [1898—1913] году в обмен Ботаническим садом Императорского Юрьевского университета.[4]

5.7а. Del. 1: Quas a. 1898 / N. I. Kusnezow, N. A. Busch, A. B. Fomin // Уч. зап. Имп. Юрьев. ун-та. 1898. Год 6-й. № 1. Прил. С. 1—30.
5.7б. Del. 2: Quas a. 1899 / N. I. Kusnezow, N. A. Busch, A. B. Fomin, M. K. Fedossejew // Там же. 1899. Год 7-й. № 2. Прил. С. 1—60.
5.7в. Del. 3: Quas a. 1900 / N. I. Kusnezow, N. A. Busch, A. B. Fomin, B. B. Hryniewiecki, M. K. Fedossejew, N. I. Borsczow // Там же. 1900. Год 8-й. № 2. Прил. С. 1—85.
5.7г. Del. 4: Quas a. 1901 / N. I. Kusnezow, N. A. Busch, A. B. Fomin, B. B. Hryniewiecki, N. I. Borsczow // Там же. 1901. Год 9-й. № 3. Прил. С. 1—54.
5.7д. Del. 5: Quas a. 1902 / N. I. Kusnezow, B. B. Hryniewiecki, A. B. Fomin, P. I. Misczenko, N. I. Borsczow // Там же. 1902. Год 10-й. № 5. Науч. отд. С. 1—67.
5.7е. Del. 6: Quas a. 1904 / N. I. Kusnezow, B. B. Hryniewiecki, P. I. Misczenko, N. I. Borsczow // Там же. 1904. Год 12-й. № 4. Прил. С. 1—67.
5.7ж. Del. 7: Quas a. 1907 / N. I. Kusnezow, B. B. Hryniewiecki, P. I. Misczenko, H. G. von Oettingen, N. I. Borsczow // Там же. 1907. Год 15-й. № 8. Науч. отд. С. 1—89.
5.7з. Del. 8: Quae permutationi offert / N. I. Kusnezow, B. B. Hryniewiecki, N. P. Popow, P. P. Popow, N. I. Borsczow // Там же. 1913. Год 21-й. № 8. Прил. С. 1—74.

5.8. **Fedtschenko B. A.** Schedae ad Floram Turkestanicam exsiccatam ab Horto botanico Imperiali Petropolitano editam = Гербарий туркестанской флоры, издаваемой Императорским С.-Петербургским ботаническим садом: [В 4 вып.].
5.8а. Вып. 1 // Тр. С.-Петерб. бот. сада. 1912. Т. 32. Вып. 1. С. 1—13.
То же. Отд. отт. 1911.
5.8б. Вып. 2 // Рус. бот. журн. 1912. № 7/8. С. 165—173.
5.8в. Вып. 3—4 // Изв. Бот. сада Петра Великого. 1917. Т. 17. Вып. 1. С. 31—49.

* 5.9. **Fellmann N. I.** Plantae arcticae exsiccatae, in Lapponia orientali collectae: [In 4 fasc.]. N 1—370. Helsingfors, 1864. 4 p.

5.10. **Freyn J.** Plantae Karoanae: Aufzählung der von Ferdinand Karo im Jahre 1888 im baicalischen Sibirien, sowie in Dahurien gesammelten Pflansen // Oesterr. Bot. Ztschr. 1889. Jg. 39. P. 354—361, 385—390, 437—440; 1890. Jg. 40. P. 7—13, 42—48, 124—126, 155—158, 221—226, 265—267, 303—308.

5.11. **Freyn J.** Plantae Karoanae amuricae et zeaënsae // Oesterr. Bot. Ztschr. 1901. Jg. 51. P. 350—355, 374—384, 436—440; 1902. Jg. 52. P. 15—25, 62—67, 110—114, 156—159, 231—236, 277—283, 310—317, 346—351, 396—408, 442—450; 1903. Jg. 53. P. 21—30.

5.12. **Freyn J.** Plantae Karoanae dahuricae // Oesterr. Bot. Ztschr. 1895. Jg. 45. P. 57—59, 103—106, 132—137, 186—189, 266—272, 311—319, 341—346, 430—434, 464—469; 1896. Jg. 46. P. 25—29, 53—59, 94—100, 131—139.

5.13. **Grossheim A. A., Schischkin B. K.** Schedae ad herbarium «Plantae orientales exsiccatae». Tiflis, 1924—1928.
5.13а. Fasc. 1—8. N 1—200. 1924. 52 p.
5.13б. Fasc. 9—16. N 201—400. 1928. 50, II p.

5.14. **[Herbier de la flore du gouvernement de Jaroslaw].** Contenu de la première centurie // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1865. T. 38. N 4. P. 7—8 (2-й паг.).

---

[4] В этом разделе при наличии в изданиях параллельных заглавий на различных языках библиографические описания начинаются с латинского заглавия.

Примечание. Согласно работе E. Trautvetter (1880), автором эксикат является А. С. Петровский.

5.15. **Lippmaa T., Eichwald K.** Eesti taimed: With a sum.: Estonian plants: [In 4 pts].

5.15а. Pt 1. N 1—50 // Acta et comment. Univ. Tartuensis. 1933. Vol. A25. N 3. P. 1—34.

То же // Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis. 1935. Vol. 4. P. 1—34.

То же. Отд. отт. Tartu, 1933.

5.15б. Pt 2. N 51—100 // Acta et comment. Univ. Tartuensis. 1935. Vol. A29. N 5. P. 35—62.

То же // Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis. 1936/1937. Vol. 5. P. 35—62.

То же. Отд. отт. Tartu, 1935.

5.15в. Pt 3. N 101—150 / K. Eichwald // Acta et comment. Univ. Tartuensis. 1938. Vol. A33. N 6. P. 63—88.

То же // Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis. 1938. Vol. 6. Fasc. 1. P. 63—88.

То же. Отд. отт. Tartu, 1938.

5.15г. Pt 4. N 151—200 / K. Eichwald // Acta et comment. Univ. Tartuensis. 1939. Vol. A34. N 7. P. 89—119.

То же // Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis. 1939. Vol. 6. Fasc. 2/3. P. 89—118.

То же. Отд. отт. Tartu, 1939.

5.16. **Martianow N. M.** Plantae Minusinensis exsiccatae // Приложение к Протоколу 96 заседания О-ва естествоисп. при Казан. ун-те. 1878. 11 с.

5.17. **Regel C.** Schedae ad floram exsiccatam Lituanam. Spermatophyta. [In 5 fasc.].

5.17а. Fasc. 1. N 1—20 // Mem. Fac. Sci. Univ. Vytautas le Grand. 1935. T. 9. 2sąs. P. 206—210.

То же // Scripta Horti Bot. Univ. Vytauty Magni. 1935. T. 3. P. 112—116.

То же // Regel K. Fontes florae Lituanae. Kaunas: Spindulio, 1935. T. 3. P. 26—30. Отд. отт.

5.17б. Fasc. 2—5. N 21—100 // Mem. Fac. Sci. Univ. Vytautas le Grand. 1936. T. 11. Fasc. 2. P. 59—74.

То же // Scripta Horti Bot. Univ. Vytauty Magni. 1936. T. 4. P. 59—74.

5.18. **Schedae** ad Herbarium florae Asiae Mediae: [In 23 fasc.].

5.18а. Fasc. 1—2 // Бюл. Среднеаз. гос. ун-та. 1924. Вып. 7. Прил. С. 1—32.

5.18б. Fasc. 3—5 // Там же. 1925. Вып. 9. Прил. С. 1—40.

5.18в. Fasc. 6—7 // Там же. 1925. Вып. 11. Прил. С. 1—26.

5.18г. Fasc. 8—9 // Там же. 1926. Вып. 12. Прил. С. 1—26.

5.18д. Fasc. 10 // Там же. 1926. Вып. 14. Прил. С. 1—29.

5.18е. Fasc. 11—13 // Там же. 1927. Вып. 15. Прил. С. 1—53.

5.18ж. Fasc. 14—20 // Там же. Сер. 8b. 1928. Вып. 3. С. 1—120.

5.18з. Fasc. 21—23 // Там же. 1934. Вып. 17. С. 1—94.

5.19. **Schedae** ad Herbarium florae Tadzhikistanicae = Список растений Гербария флоры Таджикистана. Duschanbe: Donisch, 1975—1978.

5.19а. Fasc. 1. N 1—40 / Отв. ред. А. П. Чукавина. 1975. 19 с.

5.19б. Fasc. 2. N 41—80 / Под ред. П. Н. Овчинникова, А. П. Чукавиной. 1978. 23 с.

5.20. **Schedae** ad Herbarium florae Ucrainiae = Список рослин Гербарiю флори УРСР = Список сосудистых растений Гербария флоры Украины. Київ, 1935—1993.

5.20а. Cent. 1. N 1—100 / Cur. G. Kleopow. Київ: Вид-во АН УРСР, 1935. 23 с.

5.20б. Cent. 2. N 101—200 / Cur. A. Barbarycz, M. Klokov. Київ: Вид-во АН УРСР, 1961. 34 с.

5.20в. Fasc. 3. N 201—250 / Red. O. Dubovik. Киев: Ин-т ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины, 1993. 29 с.

5.21. **Schedae** ad Herbarium florae Rossicae et civitatum collimitanearum = Список растений Гербария флоры России и сопредельных государств. № видов 1—7450. СПб. (Л.), 1898—1992. Т. 1—28. Вып. 1—149.

Примечание. Алфавитный указатель растений, помещенных в томах 1—25, см. в томе 25, с. 74—117. Подробно обо всех изменениях в заглавиях и выходных данных (в том числе о годах издания отдельных выпусков) сообщается в томе 25, с. 73.

5.22. **Smirnow P. A.** Schedae ad Herbarium Graminum selectorum URSS a Societate naturae curiosorum Mosquensi editum: [N 1—101].

5.22а. N 1—50 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 4. С. 24—33.

*5.22б. N 51—100. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. (Ротапринт).

5.23. **Smirnow P. A.** Schedae ad plantas altaicas exsiccatas. Fasc. 1—4. N 1—100 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1937. Т. 46. Вып. 2. С. 85—100.

5.24. **[Turczaninow N. S.]** Index specierum plantarum circa urbem Ircutiam, in Dahuria et ad lacum Baical in Sibiria lectarum, quas Societas Caesarea naturae scrutatorum Mosquensis pro mutua commutatione offert // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1837. T. 10. N 1. P. 56—62.

Примечание. «Н. С. [Турчанинов] был одним из пионеров издания в России эталонных коллекций сухих растений, впоследствии получивших название „эксикат"» (Липшиц, 1964).

5.25. **Woronow G. N., Schelkownikow A. B.** Schedae ad G. Woronow et A. Schelkownikow. Herbarium florae Caucasicae: [In 8 fasc.].

5.25а. Fasc. 1. N 1—50 // Тр. Тифлис. бот. сада. 1912. Вып. 12. Кн. 1. Прил. 1. С. 1—24.

5.25б. Fasc. 2—4. N 51—200 // Там же. 1914. Прил. к вып. 12. Кн. 2. С. 25—104, IV.

То же. Отд. отт. Тифлис: Тип. Козловского, 1914.

5.25в. Fasc. 5—8. [N 201—400]. Тифлис: Тип. Канц. Наместника Его Имп. Величества на Кавказе, 1916. 93, [7] с.

Эксикаты, сведения о которых в печати не обнаружены

* 5.26. **Бунге А. А.** Flora exsiccata Liv.—Esth.-und Kurlands. 1853. Cent. 1—10.

* 5.27. **Гербановский Х. И., Жеребко.** Flora Odessana exsiccata. 1849. [Cent.] 1.

* 5.28. **Глен П. П.** Flora Dorpatensis exsiccata. Belegstücke zu der Flora Dorpats von P. Glehn, zusammengestellt aus den Sammlungen von Th. Bienert u. P. Glehn.

Примечание. Ссылка из K. Eichwald (1940).

* 5.29. **Мейнсгаузен К. Ф.** Herbarium florae Ingricae. 1860—1898. Cent. 1—10.

* 5.30. **Мейнсгаузен К. Ф.** Herbarium plantarum diaphoricarum florae Ingricae. 1870—1898. Fasc. 1—20.

* 5.31. **Павлов Н. В., Липшиц С. Ю.** Plantae turkestanicae rariores. 1932. Cent. 1.

* 5.32. **Шовиц И. Н., Ланг А. Ф.** Herbarium florae ruthenicae sistens plantas rariores in gubernio Chersonensi sponte obvias. [Год не установлен]. Cent. 1—2.

6. Литература о методах и технике гербаризации

Основой данного раздела послужили прекрасно аннотированная библиография Н. А. Прозоровского (1935), а также библиография Д. В. Лебедева (1956) и список литературы в монографии А. К. Скворцова (1977). Работы, проаннотированные Прозоровским, помечены буквой П. с порядковым номером по Прозоровскому.

*6.1. **Александров П.** Маленький ботаник. Собирание растений и составление гербария. СПб., 1904. 27 с. (Полезное занятие для детей). (П. 21).

6.2. **Алехин В. В., Брадис Е. М., Филипович Е. И., Шиманюк А. П., Яковлев К. Ф.** Методика краеведного изучения растительности. М.: Сов. Азия, 1933. 131 с. (П. 113).

Гл.2: Флористические исследования, основные методы сбора растений и их обработки / В. В. Алехин. С. 13—29.

6.3. **Алехин В. В.** Методика полевого изучения растительности и флоры. 2-е изд., доп. и перераб. М.: Наркомпрос, 1938. 208 с.

Гл. 2: Флористические исследования. Основные методы. С. 14—37.
1-е изд. см. **6.4.**

6.4. **Алехин В. В., Сырейщиков Д. П.** Методика полевых ботанических исследований. Вологда: Сев. печатник, 1926. 141 с. (Гос. Тимирязевский НИИ изучения и пропаганды естеств.-науч. основ диалектического материализма. Сер. X. Б-ка краеведа; Вып. 1). (П. 79).

Гл. 1: Методика флористических исследований. С. 9—27.

Гл. 2: Методика сушки растений для гербария и хранение гербария // Д. П. Сырейщиков. С. 120—131.

6.5. Антонов А. А. Гербарий // Энциклопедический словарь / Ф. А. Брокгауз, И. А. Ефрон. СПб., 1892. Т. 8. Полут. 15. С. 449—450.

6.6. Ауэрсвальд Б. Руководство к рациональному способу гербаризации / Переведено с немецкого с дополнениями и примечаниями А. Мизгером. Харьков: Унив. тип., 1864. IV, 128 с. (П. 1).

6.7. Банов Н. Н. Гербаризация и изготовление ботанических коллекций: Популярное руководство по технической практике естествознания для учащихся и любителей. Одесса: Мастерская учеб. пособий студ. Банова «Царство природы», 1911. 15 с. (П. 32).

Примечание. «Брошюра написана безграмотно во всех отношениях» (Прозоровский, 1935).

6.8. Барбарич А. И., Харкевич С. С. Как составлять гербарий? Київ: Радянська школа, 1958. 65 с. (На укр. яз.).

6.9. Бединггауз М. П. Засушивание растений с сохранением естественной окраски. 3-е изд. М.: Учпедгиз, 1955. 48 с.

1-е изд. — 1952 г., 2-е — 1953 г.

6.10. Белозор Н. И. Гербаризация культурных растений: (Методические указания). Л.: ВИР, 1989. 54 с.

6.11. Белозор Н. И. Методические указания по гербаризации культурных растений. Л.: ВИР, 1976. 48 с.

6.12. Благовещенский В. В., Орлова Е. В. Сбор и гербаризация растений: Учебное пособие для студентов пед. ин-та / Ульянов. гос. пед. ин-т им. И. Н. Ульянова. Ульяновск, 1972. 44 с.

6.13. Борисова А. Г. Заметка о сушке сочных растений // Сов. ботаника. 1933. № 5. С. 144—145.

6.14. Верзилин Н. М. Как сделать гербарий. [2-е изд., доп.]. Л.: Детгиз, 1951. 19 с.

1-е изд. — 1941 г. Вышло в свет под заглавием «Как собирать растения».

6.15. Вилльденов К. Л. Ботаника Вилльденова, заключающая в себе терминологию, разные системы, ботанические правила, названия растений, естествословие, болезни и историю прозябаемых и наконец историю самого травопознания. Пер. с послед. изд., испр. и знатно умнож. штаб-лекарем И. Рейпольским. М.: Театр. тип., 1819. XLIII, 16 с.

Правила составления травника. С. 6—9.

6.16. Витко К. Р. Ботанические экскурсии и сбор гербария. Кишинев: РИО АН МССР, 1970. 51 с.

6.17. Гавриленко Б. Д. Способ сушки цветов ирисов с сохранением их естественной окраски // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 10. С. 1448—1449.

6.18. Гагман К. М. Сельскохозяйственный гербарий: Краткое наставление к составлению гербария с приложением алфавитных списков русско-латинских и латино-русских названий встречающихся в Малороссии растений: хлебных, кормовых, скотолечебных, вредных и ядовитых и употребляемых в заводской и фабричной промышленности: Доклад Лохвицкому о-ву сельских хозяев в сентябре 1887 г. Полтава: Типо-лит. Фришберга, 1888. 25,3 с.

6.19. Генкель П. А. Инструкция для сбора растительности тундры по берегам Обской губы. Пермь: 1-я тип. Пермпромкомбината, 1926. 3 с. (П. 81).

6.20. Гербарий // БСЭ. 2-е изд. 1952. Т. 10. С. 603—605.

6.21. Гербарий // Новый энциклопедический словарь / Ф. А. Брокгауз, И. А. Ефрон. СПб., [1913?]. Т. 13. Стб. 136—137.

6.22. Гиллер А. Как собирать растения для гербария // Сов. краеведение. 1936. № 6. С. 117—118.

6.23. Гинтервальднер И. М. Руководство к составлению естественно-научных коллекций. СПб.: А. Ф. Девриен, 1892. VIII, [2], 350, 20 с.

[О гербаризации]. С. 148—162, 193—195, 312—339.

То же. СПб.: А. С. Суворин, 1903.
То же. СПб., 1912.

6.24. Глазль К. Книга для экскурсий: Руководство к набивке чучел, собиранию

насекомых, растений и вообще к постановке коллекций трех царств природы. 2-е изд. / Перевел и дополнил Н. Сорокин. СПб.: Кн. маг. Черкесова, 1874. IV, 114 с.

[О гербариях]. С. 77—96, 110.
1-е изд. — 1866 г. (П. 2).

6.25. Горянинов П. Ф. Начальныя основания ботаники, изданные Павлом Горяниновым. СПб.: Тип. Мед. деп. Мин-ва внутр. дел, 1827. XIV, 338, [4] с.

О травниках. С. 280—284.

6.26. Гребенников В. С. Как изготовить коллекцию ботанических слепков // Бюл. Гл. бот. сада. 1975. Вып. 98. С. 87—89.

6.27. Гроздов Б. В. Как составлять гербарий. Брянск: Обл. изд-во, 1947. 16 с.

6.28. Даниловский П. А. О результатах сравнительного опыта сушки растений в обыкновенной пропускной бумаге и, по способу С. И. Ростовцева, в гигроскопической вате // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. Протоколы заседаний за 1901 год. 1901/1902. Т. 32. Вып. 1. С. 310—311.

6.29. Деза М. И., Сухин В. С. Справочное пособие по сбору, определению и гербаризации растений. Фрунзе: Кыргызстан, 1979. 240 с.

6.30. Декандоль А. Введение к изучению ботаники, или начальный курс этой науки, содержащий органографию, физиологию, методологию, географию растений, обозрение растений ископаемых, ботаники врачебной и истории ботаники / Перевел с фр., издал с собств. замеч. И. Шиховский. Т. 2. М.: Унив. тип., 1838. IV, VI, 476 с.

Отд.: Травохранилища. С. 64—69.

6.31. Демин Г. А. Как составить гербарий высших растений: (В помощь юным натуралистам). Киров: Киров. обл. НИИ краеведения, 1939. 26 с. (В помощь краеведу Кировской области; Вып. 2).

6.32. Денисов Н. И. Ускоренный способ засушивания растений // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 2. С. 197—199.

6.33. Дехтерева Л. Гербарий. М.: Мол. Гвардия, 1950. 48 с.

6.34. Доктуровский В. С. Сушка растений в печке. Бендеры: Мастерская учеб. пособий Бендер. земства, 1914. 8 с. (Б-ка школьного музея). (П. 46).

6.35. Евтюхова М. А. Как собирать гербарий / Под ред. Б. А. Федченко. Л.: Науч. книгоизд-во, [1928]. 31 с. (Изучай природу. Б-ка журн. «В мастерской природы»).

6.36. Жуковский А. В. Методы описания, определения и гербаризации растений: (Пособие для студентов). Брянск: Брянск. лесн. ин-т, 1935. 16 с.

6.37. Заславский М. А. Лиофильная сушка растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 1001—1005.

6.38. Зверева О. Программа-инструкция по сбору и изучению растительности. Новосибирск: Сибкрайиздат, 1930. 32 с. (В помощь сибирскому краеведу). (П. 108).

6.39. Иванова Е. В. Гербарий. (Сбор, сушка и хранение). Минск: Изд-во АН БССР, 1948. 16 с.

6.40. Иванова Е. В. Руководство по сбору, сушке и хранению растений (гербарий). Минск: Наука и техника, 1969. 80 с.

6.41. Иванова Р. Г., Смирнов А. Г. Учебное руководство по гербаризации растений. Казань: Изд-во КГУ, 1976. 43 с.

6.42. Ивановский В. А. О собирании растений для гербария Тобольской флоры: Руководственные замечания для начинающих / Тобол. губ. музей. 2-е изд., пересм. и доп. Тобольск: Тип. Епарх. братства, 1910. 101.1 с.

[Гербаризация высших растений]. С. 1—60.
1-е изд. — 1909 г.

6.43. Ивановский В. А. Почему и как надо собирать в Тобольской губернии образцы трав, засоряющих посевы хлебов...? // Ежегодник Тобол. губ. музея. 1915. Вып. 24. Прил. С. 1—26.

6.44. Ильин М. П. Гербарий собирали школьники. Ярославль: Верхне-Волж. кн. изд-во, 1968. 132 с.

6.45. Ильин М. П. Школьный гербарий. Тула: Приок. кн. изд-во, 1975. 96 с.

6.46. Ильинский А. П. О реформе гербарной этикетки // Дневник Всесоюз. съезда ботаников в Москве в январе 1926 г. М.: Ассоц. НИИ при физ.-мат. фак. 1 МГУ, 1926. С. 85—86.

6.47. **Инструкция** для собирания и засушивания высших и низших растений. Пенза: Пенз. о-во любителей естествознания, 1913. 40 с. (П. 37).

То же. Перепечатка. Пенза: Пенз. губ. естеств.-историч. музей. Б. г. 38 с.

6.48. Иосифов Г. М. Техника сохранения цветов, плодов и ягод с их естественной окраской // Журн. Рус. бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 5/6. С. 554—561.

6.49. К изучению растительности в горских областях Северокавказского края // Горский краевед: Сб. программ по собиранию краеведческих материалов в национальных областях Северного Кавказа. Ростов-н/Д: Крайнациздат, 1928. Ч. 1. С. 16—28. (П. 99).

6.50. Казанский А. С. Инструкция для собирания ботанических коллекций. Екатеринбург: Экскурс. комис. Урал. о-ва любителей естествознания, 1920. 17 с. (П. 60).

6.51. Калинин С. Д. Руководство к составлению ботанических коллекций. Куйбышев: Куйбышев. обл. музей краеведения, 1949 с. 32 с.

6.52. Карицкий А. Д. Собирание растений и составление гербария: Практические указания для учеников реальных училищ и народных школ. 3-е изд. М.: Маг. «Детское воспитание», 1897. 23 с.

1-е изд. — 1878 г., 2-е — 1880 г. (П. 4).

6.53. Карягин И. И. Инструкции по сбору гербария лекарственных растений: (В помощь комсомольцам, пионерам и школьникам, занимающимся заготовкой лекарственных, пищевых и других полезных растений). Баку: Изд-во АзФАН, 1943. 29 с.

6.54. Кауфман Ф. Гербариум. Собирание и засушивание цветов и растений: Полное практическое руководство к собиранию и засушиванию цветов и растений, составлению бот. коллекции и сохранению гербария. Популярная ботаника русской флоры со множеством рисунков в тексте. М.: Типо-лит. К. Ф. Александрова, 1898. 154, III с. (П. 8).

Ч. 1: Руководство к сбору и сушке. С. 5—38.

6.55. Кащенко Л. И., Деза М. И. Пособие по сбору гербариев и описанию растений для студентов агрономического, зоологического и ветеринарного факультетов / Кирг. с.-х. ин-т. Фрунзе, 1964. 14 с.

6.56. Кирпичников М. Э. Заметки по гербаризации. 1 // Бот. журн. 1949. Т. 34. № 3. С. 302—309.

6.57. Кирпичников М. Э. Формальдегидный способ сушки растений // Природа. 1948. № 9. С. 64.

6.58. Клетнова Е. Н. Изучение родного края. 4-е изд. М.; Пг.: Госиздат, 1923. 86 с. (Учебники и учебные пособия для школ I и II ступени). (П. 70).

Гл. 15: Отдел ботанический (по Федченко). С. 59—65.
1-е изд. не установлено, 2-е — 1918 г., 3-е — 1923 г.

6.59. Княжецкая Е. К. У истоков русской ботаники: (К 300-летию со дня рождения Петра I) // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 1. С. 139—147.

Разд.: Инструкция д'Инара о составлении гербария: «Способ засушивания растений для их сохранения»: С. 146—147.
Примечание. Инструкция составлена по указанию Петра I.

6.60. Коллекционер-любитель: Практическое руководство для сбора и составления коллекций. Л.: Красная газета, 1928. 47 с. (Попул. б-ка журн. «Наука и техника»; Вып. 52). (П. 100).

Гл.: Ботанические коллекции. С. 12—16.

6.61. Курочкин Л. О сушении растений // Материалы к естественно-научному изучению Прикамского края: (Сб. инструкций). Сарапул: Красное Прикамье, 1925. С. 15—16.

6.62. Кушхов А. Х. Библиографический указатель некоторой отечественной литературы по гербаризации растений // Вопр. ботаники. Нальчик, 1974. Вып. 1. С. 52—55.

6.63. Леонтьев Ф. С. Составление гербария и подготовка растений к показу в краеведческом музее. М.: Госкультпросветиздат, 1952. 109 с.

6.64. Литвинов Д. И. Ботанический пресс // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1912. Т. 5. С. 316—320.

То же. Отд. отт. Юрьев: Тип. К. Маттисена, 1912.

6.65. Литвинов Д. И. Способ сушения растений в сукне // Тр. Бот. сада Юрьев. ун-та. 1901. Т. 2. Вып. 1. С. 11—15. (П. 16).

6.66. Литвинов Д. И. Сушение растений в сукне // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1912. Т. 5. С. 305—315.

То же. Отд. отт. Юрьев: Тип. К. Маттисена, 1912.

6.67. Лория М. Л., Меницкий Ю. Л. Эффективный метод сушки растений для гербария // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 3. С. 393—396.

6.68. Мальцев А. И. О сборе и доставке материала по «овсюгу» (*Avena fatua* L.) и другим сорным овсам // Сб. инструкций и программ для участников экскурсий в Сибирь. 2-е изд., испр. и доп. СПб.: Фототип. и тип. А. Ф. Дресслера, 1914. С. 189—193. (П. 48).

1-е изд. — 1912 г.

6.69. Мальцев А. И. Общие указания о сборе сорных растений для научно-прикладных целей: Руководственные замечания для членов экскурсии «О-ва изучения Сибири и улучшения ее быта». СПб.: Каменноостр. тип., 1911. 10 с.

6.70. Мамонтова З. А. Гербаризация растений с сохранением их естественной окраски и формы: Пособие для учащихся. М.: Просвещение, 1965. 31 с.

6.71. Мамонтова З. А. Засушивание растений с сохранением их цвета и формы. М.: Сельхозгиз, 1959. 182 с.

* **6.72. Мамонтова З. А.** Как засушить растение / Добр. о-во содействия озеленению г. Москвы. М., [1961]. 7 с.

* **6.73. Матвеев Н. И.** Засушивание растений с сохранением объема и натуральной окраски. М.: НИИ методов обучения, 1956. 4 с.

* **6.74. Методические** рекомендации по сбору, сушке и составлению гербария / Сост. П. И. Попов; Пенз. с.-х. ин-т. Пенза, 1971. 23 с.

6.75. Монтеверде Н. А. Сушка растений в песке // Естествознание в школе. 1914. № 7. С. 111—113.

6.76. Назаров М. И. Инструкция для собирания растений и изучения растительности Московской губернии. М.: Отдел печати Моск. Совета раб., кр. и кр.-арм. деп., 1921. 35 с. (П. 65).

6.77. Начальныя основания естественной истории, содержащие царства животных, произрастений и ископаемых. Царство произрастений издано академиком Василием Севергиным по Турнефортовой с Линнеевою соединенной системе, на французском языке писанной: В 3 ч. Ч. 1. Содержит первые основания ботаники: С фигурами. СПб.: Имп. тип., иждивением И. Вейтбрехта, 1794. 319 с.

Гл.: Собирание растений для ботаника. Травник, сушение. С. 227—233.
Примечание. Оригинал издан без имени сочинителя.

6.78. Нечаев М. М. Гербарий // Энциклопедический словарь Т-ва «Бр. А. и И. Гранат и К°». 7-е изд., совершенно перераб. М., [1913?]. Т. 13. Стб. 354—358.

6.79. Никифоров С. И. Как сушить растения для гербариев и других коллекций. Пг.: Госиздат, 1922. 15 с. (В помощь любителю-естествоведу; Вып. 2). (П. 66).

То же. Изд. 1920 г.

6.80. Никифоров С. И. Краткие сведения по изготовлению некоторых препаратов по естествознанию способами, доступными для учителей народных школ. 3-е изд., пересм. и доп. М.: Проблески, 1916. 40 с. (П. 57).

[О гербариях]. С. 35—40.
1-е изд. — 1904 г., 2-е не установлено.

6.81. Остроградский А. Как устроить гербарий: Практическое руководство к собиранию растений. Пг.; М.: Т-во М. О. Вольф, 1914. 18 с. (Б-ка полезных знаний; 26).

6.82. Павлов В. Н., Барсукова А. В. Гербарий: Руководство по сбору, обработке и хранению коллекций растений: Учеб.-метод. пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976. 32 с.

6.83. Павлова Г. Г. Как составлять гербарий // Изучай свой край. Новосибирск, 1948. Вып. 1. С. 7—17.

6.84. Павлович С. А. Самодельные пособия по ботанике. М.; Л.: Детгиз, 1952. 56 с.

6.85. Павлович С. А. Самодельные пособия по ботанике и зоологии. Л.: Детгиз, 1954. 120 с.

6.86. Павлович С. А. Составление коллекций по естествознанию: Пособие для учителей. 5-е изд., перераб. Л.: Учпедгиз, 1947. 268 с.

[О гербаризации]. С. 52—59, 116—126, 164—177.
[Гербарий как учебное пособие]. С. 214—231.
1-е изд. — 1915 г., 2-е — 1925, 3-е — 1926, 4-е — 1938 г.
Примечание. 1-е, 2-е и 3-е издания вышли под заглавием «Простейшие работы по изготовлению зоологических и ботанических коллекций в школе и дома».

6.87. Палибин И. В. Краткая программа для сбора ботанических коллекций в Сибири // Сб. инструкций и программ для участников экскурсий в Сибирь. 2-е изд., испр. и доп. СПб.: Фототип. и тип. А. Ф. Дресслера, 1914. С. 172—179. (П. 50).

1-е изд. — 1912 г.

6.88. Палибин И. В. Краткое наставление для ботанических исследований и собирания растений во время путешествий // Справочная книга для путешественников. СПб.: Картогр. заведение Ильина, 1905. С. 446—533. (П. 23).

То же. Отд. отт. СПб., 1905.

6.89. Палибин И. В. Общие указания относительно сбора ботанических коллекций. СПб.: Каменноостр. тип., 1911. 7 с.

6.90. Перфильев И. А. Как собирать и сушить растения для гербария. Вологда: Тип. Северосоюза, 1919. 13 с.

6.91. Петунников А. Н. Краткие указания о собирании Rubus'ов // Тр. Бот. сада Юрьев. ун-та. 1900. Т. 1. Вып. 1. С. 31—32. (П. 11).

6.92. Петунников А. Н. *Ranunculus paucistamineus* Tausch. и *R. flaccidus* Pers // Тр. Бот. сада Юрьев. ун-та. 1900. Т. 1. Вып. 1. С. 32—34. (П. 12).

Примечание. Сведения о методах гербаризации *Ranunculus*.

6.93. Пивоваров Ф. А. Практическое руководство к составлению коллекций по зоологии, ботанике и минералогии: Необходимое пособие для г. г. любителей и народных учителей к составлению домашнего или школьного естественно-исторического музея. 2-е изд. Харьков: Типо-лит. Работник, 1914. 96 с. (П. 51).

Собирание растений. С. 53—64.
1-е изд. не установлено.

6.94. Порецкий С. А. Собирание растений и составление гербария. 2-е изд., просм. и доп. М. И. Тихомировым. М.; Пг.: Госиздат, 1923. 38 с. (Опыт и наблюдения природы; 6).

1-е изд. — 1915 г. (П. 55).

6.95. Потапенко Г. И. О гербаризации. Составление флористических коллекций. Одесса: Гос. изд-во Украины, 1922. 98 с. (П. 67).

Ч. 1: О гербаризации. С. 1—40.

6.96. Праскуракау Е. I. Гербарый: (Яго збор, сушка і хаванне). Менск: Выд-ва Беларус. АН, 1935. 72 с.

6.97. Предварительные указания к изучению Костромской губернии / Костромское науч. о-во по изуч. местного края. 3-е изд., испр. и доп. Кострома, 1916. 24 с. (П. 58).

Краткие сведения к собиранию растений для гербария. С. 3—7.
1-е изд. — 1913 г., 2-е —1914 г.

6.98. Программа и инструкция для собирания ботанических материалов // Бюл. Абхаз. науч. о-ва. 1925. № 8. С. 37—39. (П. 77).

6.99. Программа и краткое наставление по собиранию материала, характеризующего район Ирбитско-Туринского округа. Ирбит: Ирбит. о-во по изуч. местного края, б. г. 24 с. (П. 78).

Гл.: Ботаника. С. 6—8.

6.100. Программы по собиранию растений и составлению ботанических коллекций / Сост. А. А. Антонов, С. М. Вислоух, А. Г. Генкель, Х. Я. Гоби, В. А. Дубянский, А. А. Еленкин, Л. А. Иванов, В. Л. Комаров, Д. И. Литвинов, К. Е. Мерклин, В. Н. Сукачев, Г. И. Танфильев, В. А. Траншель, А. А. Ячевский // Программы и наставления для наблюдений и собирания коллекций по геологии, почвоведению, метеорологии, гидрологии, нивелировке, ботанике и зоологии. 7-е изд., испр. и доп. СПб.: С.-Петерб. о-во естествоисп., 1913. С. 118—234. (П. 42).

1-е изд. — 1886 г., 2-е — 1889, 3-е — 1891, 4-е — 1896, 5-е — 1902, 6-е — 1908 г.

6.101. Прозоровский Н. А. Инструкция для флористических исследований в заповедниках // Науч.-метод. зап. / Гл. упр. по заповедникам. 1947. Вып. 9. С. 92—103.

6.102. Прозоровский Н. А. Краткий учебник геоботаники / Моск. ин-т инженеров геодезии, аэросъемки и картографии. М., 1940. 230 с.

Гл. 11. Разд. 1: Методика гербаризации. С. 187—190.

6.103. Пчелкин В. М. Программа по исследованию растительности. Иваново; Кострома: Типо-лит. Красный Октябрь, 1926. 35 с. (Серия программ и инструкций, изд. Иваново-Вознесенским о-вом краеведения и Костром. науч. о-вом по изуч. местного края при участии Центр. бюро краеведения). (П. 86).

6.104. Раевский Н. И. Собирание растений и составление гербария. СПб.: Тип. А. М. Котомина, 1874. 64 с. (П. 3).

6.105. Раздорская Л. А. Изучение дикорастущих лекарственно-технических и душистых растений краеведами. М.: Сов. Азия, 1932. 80 с. (П. 112).

[О гербариях]. С. 47—55.

6.106. Раскатов П. Б. Инструкция по сбору гербария студентами 1 курса заочного отделения Воронежского лесохозяйственного института. Воронеж: [ВЛХИ], 1948. 6 с.

6.107. Регель Р. Э. О сушке *Monotropa* и т. п. растений для гербария // Тр. Бот. сада Юрьев. ун-та. 1901. Т. 2. С. 85—87.

6.108. Ростовцев С. И. Как составлять гербарий: Краткое руководство к собиранию тайнобрачных и явнобрачных растений. 9-е изд. М.: ГИЗ, 1924. VIII, 91 с. (П. 71).

1-е изд. — 1896 г., 2-е — 1900, 3-е — 1900, 4-е — 1903, 5-е — 1905, 6-е — 1908, 7-е — 1911, 8-е — 1915 г.

6.109. Ростовцев С. И. О некоторых способах сушки растений для гербария // Тр. Бот. сада Юрьев. ун-та. 1900. Т. 1. Вып. 3. С. 132—136. (П. 13).

6.110. [Руссо Ж. Ж.] Руссовы письма о ботанике [к госпоже де Лессар] с дополнением его ботанического словаря, с объяснением трех лучших метод Турнефорта, Линнея и Жюсье и ботаническими часами, изобретенными бессмертным Линнеем / Извлечено, снабжено предисловием и переведено В. Измайловым. М.: В тип. П. Бекетова, 1810. 405 с.

Письмо 8: [О гербаризации]. С. 109—122.

6.111. Савинский П. И. Сухой способ сохранения формы и прижизненной окраски растений (цветов, листьев, плодов, корнеплодов, клубней) // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 1. С. 101—102.

6.112. Сатина С. А. Как собирать и сохранять коллекции по ботанике. М.: Лит.-изд. отд. Нар. ком. по просв., 1919. 16 с. (Науч.-попул. б-ка). (П. 59).

6.113. Сбор и оформление гербария: (Методические указания) / Сост. В. Г. Хржановский, Б. С. Родионов, Г. И. Пешкова. М.: Тип. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1983. 29 с.

6.114. Святский Д. О. Спутник краеведа любителя природы. Л.: Ленингр. коммун. типо-лит., [1926]. 48 с. (Изучай природу. Б-ка журн. «В мастерской природы»). (П. 89).

Собирание растений. С. 13—18.

6.115. Скворцов А. К. Гербарий: Пособие по методике и технике. М.: Наука, 1977. 200 с.

6.116. Скворцов А. К. Усовершенствование метода сушки растений для гербария // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 7. С. 975—978.

6.117. Смольянинова Л. А., Голубкова В. Ф. К технике обработки гербарного материала // Бот. журн. 1953. Т. 38. № 4. С. 573—574.

6.118. Сосков Ю. Д. Приспособление для быстрой сушки в пути растений для гербария // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 1. С. 56—59.

6.119. Сосков Ю. Д. Приспособление, обеспечивающее быструю сушку в пути растений для гербария. Сообщ. 2 // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 1. С. 80—81.

6.120. Сочава В. Б. Изучение флоры и растительности // Справочник путешественника и краеведа. М.: Географгиз, 1950. Т. 2. С. 463—496.

Разд.: Приемы ботанического коллектирования. С. 465—470.

6.121. Сырейщиков Д. П. Гербаризация // БСЭ. 1929. Т. 15. Стб. 429—432.

6.122. Сюзев П. В. Гербарий: Руководство к собиранию и засушиванию растений для гербариев и составлению флористических коллекций. 7-е изд., перераб. и доп. А. Н. Бухгеймом. М.: Изд-во МОИП, 1949. 87 с. (Среди природы; № 18). (П. 104).

1-е изд. — 1900 г., 2-е — 1903, 3-е — 1909, 4-е — 1912, 5-е — 1928, 6-е — 1931 г.

6.123. Сюзев П. В. О некоторых способах сушки растений для гербария // Тр. Бот. сада Юрьев. ун-та. 1901. Т. 2. С. 74—79.

6.124. Талиев В. И. Руководство к сознательной гербаризации и ботаническим наблюдениям: (Для ботаников-любителей). СПб.: Ф. Павленков, 1900. 164 с. (П. 31).

Гл. 4: Гербаризация. С. 57—85.

6.125. Титов И. А. Методические указания по определению растений и гербаризации: Тетрадь для занятий по описанию и определению растений / Всесоюз. с.-х. ин-т заоч. образования. Балашиха, 1959. 56 с.

6.126. Товарищ натуралиста: Календарь и справочник для любителей природы применительно к средней и северной полосе России на 1915 г. / Под ред. К. К. Сент-Илера. Юрьев: Тип. Бергмана, 1915. 282,2 с. (П. 54).

Гл.: О том, что и как собирать. Разд.: Ботаническая коллекция. С. 197—206.

6.127. Федченко Б. А. Как изучать флору? // Как изучать свой край. 2-е изд., перераб. и доп. [Л.]: Брокгауз—Ефрон, 1926. С. 130—140. (П. 90).

1-е изд. — 1925 г.

6.128. Федченко Б. А. Несколько замечаний о сборе ботанических коллекций в Сибири // Сб. инструкций и программ для участников экскурсий в Сибирь. 2-е изд., испр. и доп. СПб.: Фототип. и тип. А. Ф. Дресслера, 1914. С. 168—171. (П. 53).

1-е изд. — 1912 г.

6.129. Федченко Б. А., Флеров А. Ф. Руководство к собиранию растений. 5-е изд., испр. и доп. Пг.: М. М. и С. Сабашниковы, 1920. 48 с. (П. 62).

1-е изд. — 1896 г., 2-е — 1902, 3-е — 1910, 4-е не установлено.

6.130. Флеров А. Ф., Федченко Б. А. Инструкции для ботанических исследований. На правах рукописи. СПб.: Тип. А. К. Вейерман, 1908. 68 с. (П. 27).

Гл. 1: Собирание растений. С. 5—14.
Гл. 2: Засушивание растений. С. 15—18.

6.131. Флеров А. Ф. Наставление к собиранию растений и изучению растительности Калужской губернии. Калуга: Тип. Калуж. губ. земск. управы, 1904. 38 с. (П. 22).

Разд.: Собирание и составление гербария. С. 11—34.

6.132. Флеров А. Ф. Краткое наставление для изучения растительности Владимирской губернии. Владимир: Тип. Влад. губ. правл., 1897. 10 с. (П. 7).

6.133. Фляксбергер К. А. О сборе и доставке образцов хлебов, в частности пшениц, для научно-прикладных целей // Сб. инструкций и программ для участников экскурсий в Сибирь. 2-е изд., испр. и доп. СПб.: Фототип. и тип. А. Ф. Дресслера, 1914. С. 184—188.

1-е изд. — 1912 г.

6.134. Хитрово В. Н. Об упорядочении сбора, хранения и регистрации гербарного материала краеведческими организациями // Краеведение. 1926. Т. 3. № 2. С. 183—189. (П. 91).

6.135. Хмелевский В. Ф. Правила для собирания и засушивания растений // Любитель природы. 1906. № 4. С. 1—6.

6.136. Хорошков А. А. Руководство для сотрудников Иваново-Вознесенского научного института по изучению природы края к ботаническому исследованию Иваново-Вознесенской губернии. Иваново-Вознесенск: Тип. полиграфотдела ГСНХ, 1920. 16 с. (Из Тр. Иваново-Вознес. науч. ин-та по изуч. природы края). (П. 63).

6.137. Хохряков М. К. Методическое руководство по сбору, пересылке, определению и составлению коллекций болезней сельскохозяйственных культур. Л.: Всесоюз. ин-т защиты растений, 1936. 31 с.

6.138. Шагрен К. Д. Приготовление биологических коллекций дешевым способом. СПб.: Синод. тип., 1911. 84 с. (П. 33).

Разд.: [О гербаризации]. С. 12—22.

6.139. Шестериков П. С. Заметка о собирании и сушении растений [Прил. к письму Ф. Каменского к М. Г.]: Приглашение к собиранию растений / Имп. Новорос. ун-т. Одесса, 1894. С. 3—4. Отд. отт.

6.140. **Шиховский И. О.** Наставление для собирания произведений Царства растительного. Б. м., 1844. 4 с.

6.141. **Шишкин Б. К.** Как составлять гербарий. 2-е изд., испр. и доп. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 56 с.

1-е изд. — 1935 г.

6.142. **Щербиновский Н. С.** Ботаника: Наставление для ведения ботанических исследований и составления гербария // Программы для наблюдения над жизнью природы и собирания естественно-исторических коллекций / Самар. о-во любителей природы. Самара: Горуезд. отд. нар. образования, 1919. С. 10—15.

6.143. **Щетинский А. А.** Практическое руководство к собиранию и составлению естественно-исторических коллекций. 2-е изд., испр. и знач. доп. СПб.: Кн. маг. О. Н. Поповой, 1903. 160 с.

Гл.: Ботанические коллекции. С. 129—148.
1-е изд. — 1900 г. (П. 14).

6.144. **Эльчибаев А. А.** Универсальная ботаническая сумка // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1625—1627.

7. Литература о борьбе с вредителями гербарных коллекций

7.1. **Барышникова З. П.** Сравнительная повреждаемость растений различных семейств в гербарии // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 3. С. 380—381.

7.2. **Бер В. Г.** Защита ботанических коллекций от вредителей: [В 3 сообщ.].

7.2а. Сообщ. 1 // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 9. С. 1261—1270.

7.2б. Сообщ. 2 // Там же. 1963. Т. 48. № 3. С. 384—395.

7.2в. Сообщ. 3 // Там же. 1967. Т. 52. № 2. С. 240—248.

7.3. **Бер В. Г.** Насекомые-вредители ботанических коллекций и борьба с ними. Л.: Наука, 1971. 80 с.

7.4. **Крейцберг В. Э.** Применение бромистого метила для борьбы с вредителями ботанических коллекций // Бот. журн. 1953. Т. 38. № 4. С. 570—573.

7.5. **Попов К. П.** До питання про захист гербаріїв від шкідників // Укр. бот. журн. 1964. Т. 21. № 5. С. 102—105.

7.6. **Попов К. П.** К вопросу о предотвращении повреждений гербарных коллекций насекомыми // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 3. С. 368—370.

7.7. **Цветкова В. П.** Вредоносная деятельность гербарной пяденицы // Природа. 1962. № 11. С. 113—114.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анненков Н. И. Высушенные растения воронежской флоры г. Тарачкова [Н. С.]. Четвертая сотня // Вестн. естеств. наук: 1856. Т. 3. С. 408—412.

Барбарич А. І. Видання ексикат на території СРСР і деяких суміжних країн // Укр. бот. журн. 1972. Т. 29. № 3. С. 384—386.

Васильченко И. Т., Васильева Л. И. Гербарии Советского Союза: Справочник. Л., 1975. 60 с.

Кирпичников М. Э. Библиографическая справка о важнейших стандартных образцах (эксикатах) флоры СССР // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 4. С. 616—622.

Лебедев Д. В. Пособия по гербаризации // Д. В. Лебедев. Введение в ботаническую литературу СССР. Пособие для геоботаников. М.—Л., 1956. С. 245—247.

Липский В. И. Биографии и литературная деятельность ботаников и лиц, соприкасавшихся с Императорским ботаническим садом // Императорский С.-Петербургский ботанический сад за 200 лет его существования. Юбил. изд. Пг., 1913—1915. Ч. 3. С. 1—536.

Липшиц С. Ю. Русские ботаники: Биографо-библиографический словарь = Botanicorum rossicorum lexicon biographo-bibliographicum. М., 1947—1952. Т. 1—5.[5] Абесадзе—Мяздриков.

[5] Т. 5 — контрольный экземпляр с правкой С. Ю. Липшица, единственный сохранившийся из тиража, находится в Библиотеке БИН.

Липшиц С. Ю. Жизнь и творчество замечательного русского ботаника-систематика Н. С. Турчанинова (1796—1863) (к столетию со дня смерти) // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 5. С. 752—766.

Прозоровский Н. А. Библиографический указатель ботанических программ и инструкций (1864—1933) // Сов. ботаника. 1935. № 3. С. 133—154.

Скворцов А. К. Гербарий: Пособие по методике и технике. М., 1977. 200 с.

Addition to Index Herbariorum. Ed 8// Taxon. 1995. Vol. 43. N 2. P. 305—328.

Eichwald K. Pulmonaria angustifolia ja Peucedanum oreoselinum'i pohia-ja kirdepiirist ning nende levikust Eestis. Tartu, 1940. 20 p. (Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis; Vol. 7. Fasc. 2).

Hicks A. J., Hicks P. M. A selected bibliography of plant collection and herbarium curation // Taxon. 1978. Vol. 27. N 1. P. 63—95.

Index herbariorum. Pt 1. The herbaria of the world. 8 ed. Bronx (N. Y.), 1990. 693 p.

Stafleu F. A., Cowan R. S. Taxonomic literature. A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types. 2 ed. Utrecht etc., 1976—1988. T. 1—7.

Trautvetter E. R. Florae rossicae fontes. Petropoli, 1880. 342 p. (Acta Horti Petropolitani; T. 7. Fasc. 1).

М. Г. Батурина, М. Б. Чернобаева

Отдел Библиотеки РАН при Ботаническом институте
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

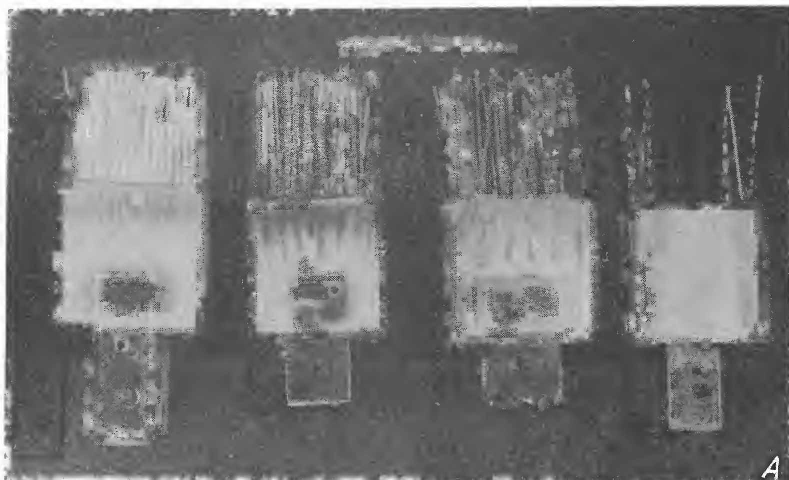
Получено 28 VII 1994

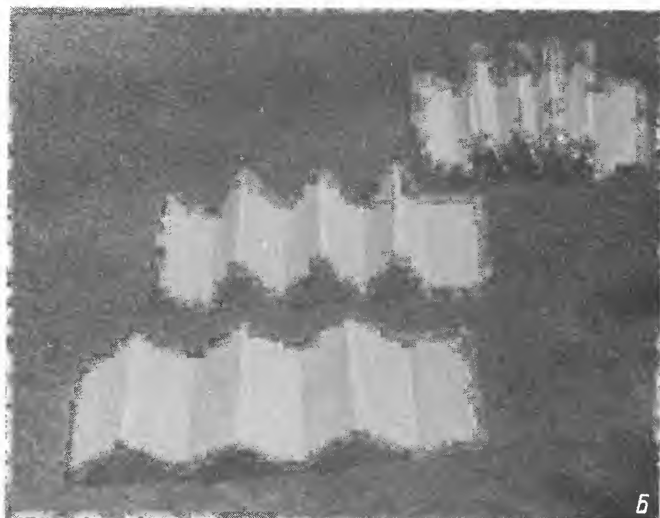
CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1995. VOL. 80. N 9)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1995. Т. 80. № 9)





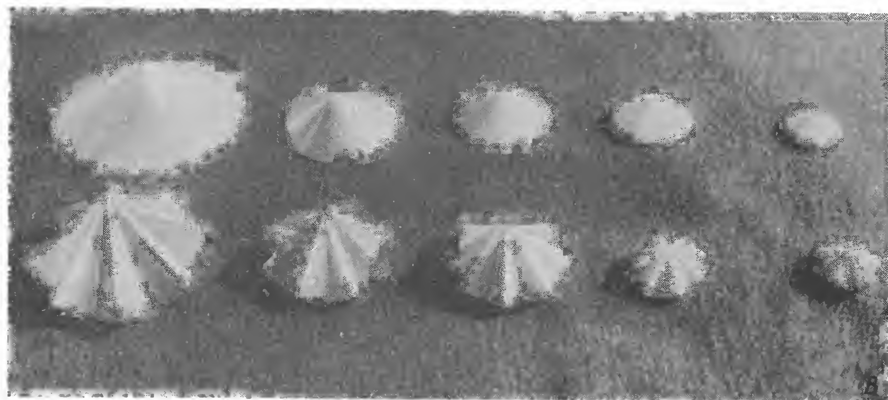
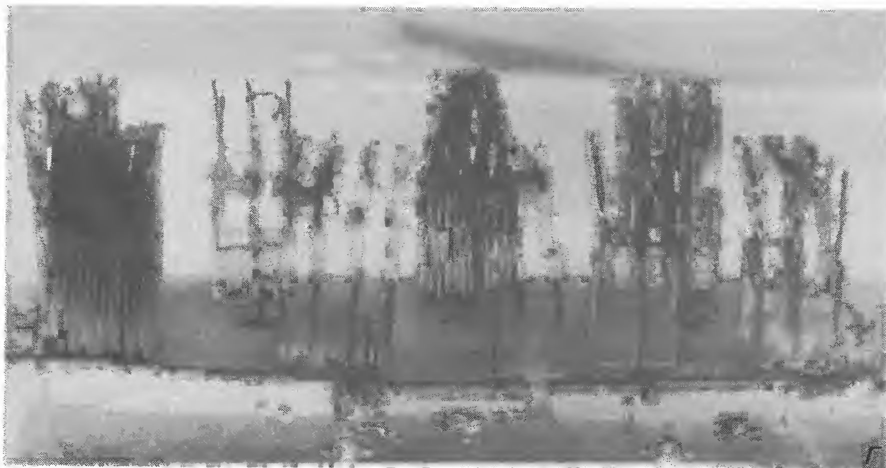
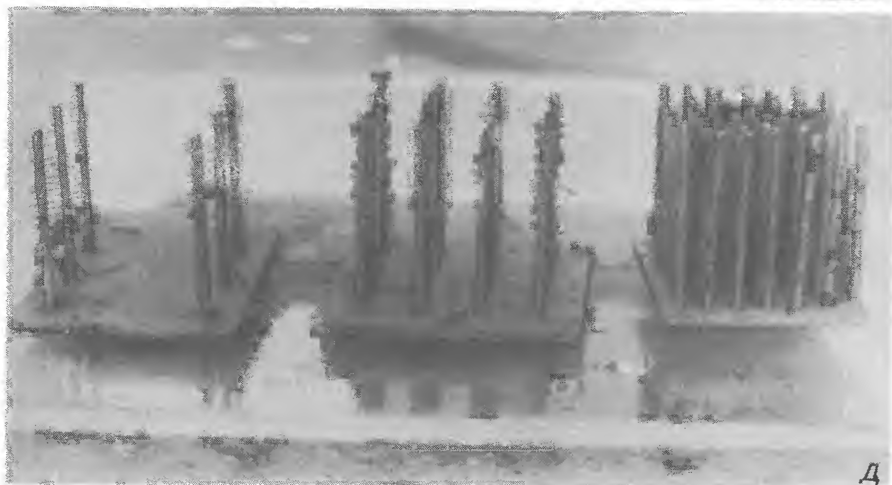


Таблица I. Экспериментальные модели до (*А—В*) и после (*Г—Е*) заселения диатомовыми водорослями.

А — серия «щеток» с разной групповой плотностью со стержнями 0.06 см в диам. (рыболовная леска); *Б* — серия «гармошек» с разной групповой плотностью; *В* — серия гладких и ребристых конусов разных размеров;





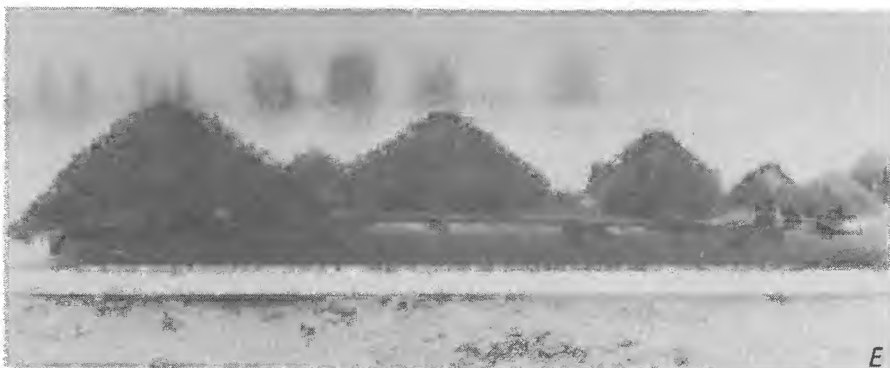


Таблица I (*продолжение*).

Г — те же «щетки», что и в секторе *А*, с диатомовым обрастанием в возрасте 25 сут; *Д* — серия «щеток» со стержнями 0.36 см в диам. с диатомовым обрастанием в возрасте 30 сут; *Е* — серия ребристых конусов разных размеров с диатомовым обрастанием в возрасте 12 сут.

К стр. 23.



Таблица II. Экспериментальные модели с энтероморфой в качестве доминирующего вида.
А — конус 17 см выс.





Таблица II (*продолжение*).

Б — стержень 10 см выс. и 0.36 см в диам., смесь разных видов; *В* — стержень 10 см выс. и 2.5 см в диам. Возраст обрастания: *А*—*В* — 66 сут.



Рис. 1. *Erythronium dens-canis.*

К с. 50.

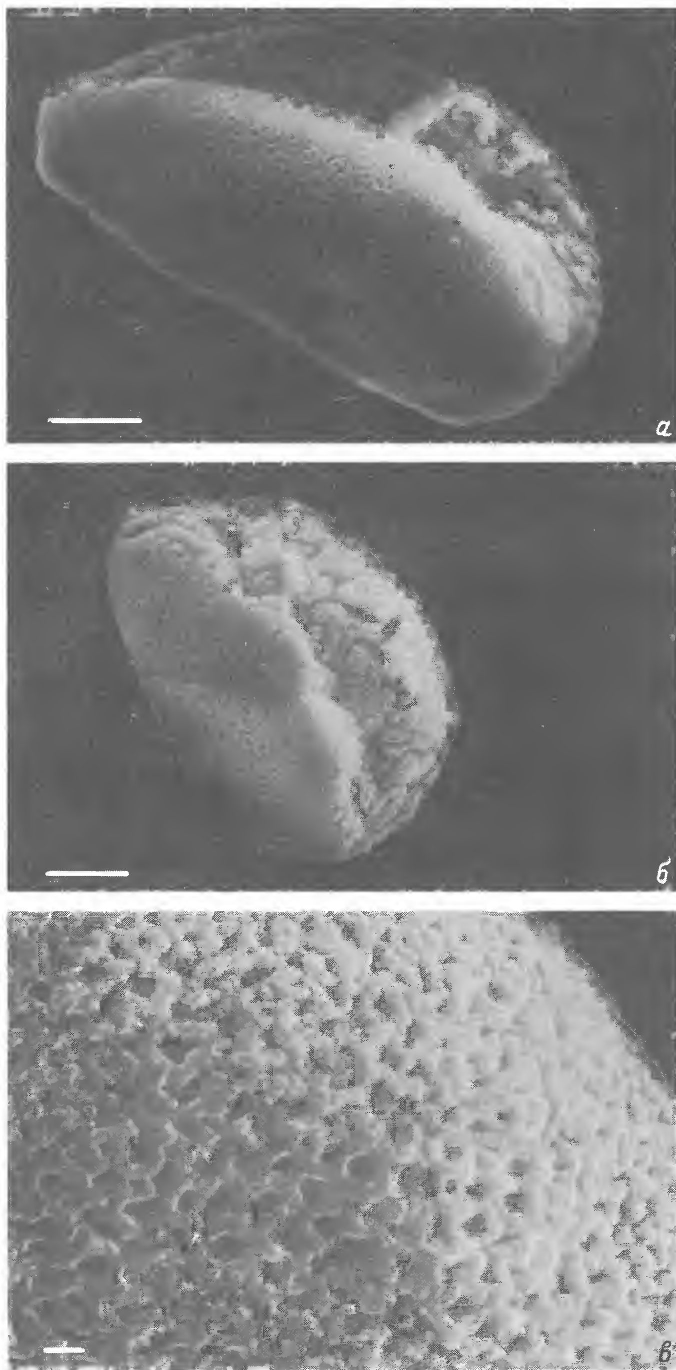


Рис. 8. Пыльцевые зерна *Erythronium dens-canis* (СЭМ).

а, б — общий вид; *в* — скульптура поверхности. Масштабная линейка: *а, б* — 10; *в* — 1 мкм.

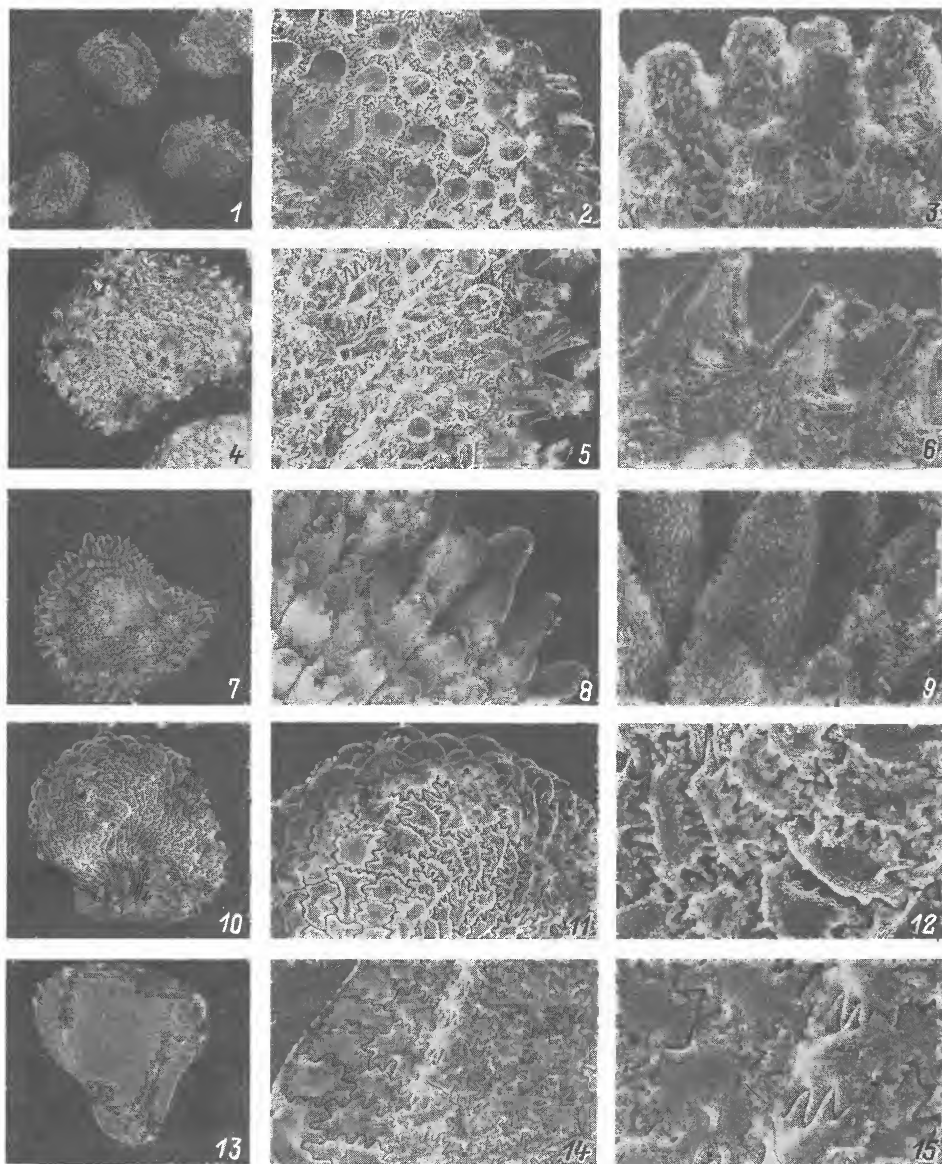


Таблица I. Структура поверхности семян *Melandrium* (*1—3*) и *Gastrolychnis* (*4—15*).

1—3 — *Melandrium album*; *4—6* — *Gastrolychnis tristis*; *7—9* — *G. saxatilis*; *10—12* — *G. brachypetala*; *13—15* — *G. gracilis*. Увел. ×20 (*1*), ×30 (*7*), ×45 (*13*), ×50 (*4*), ×100 (*10*), ×200 (*2, 5, 8, 11, 14*), ×500 (*3, 6, 9, 12, 15*).

К с. 100.

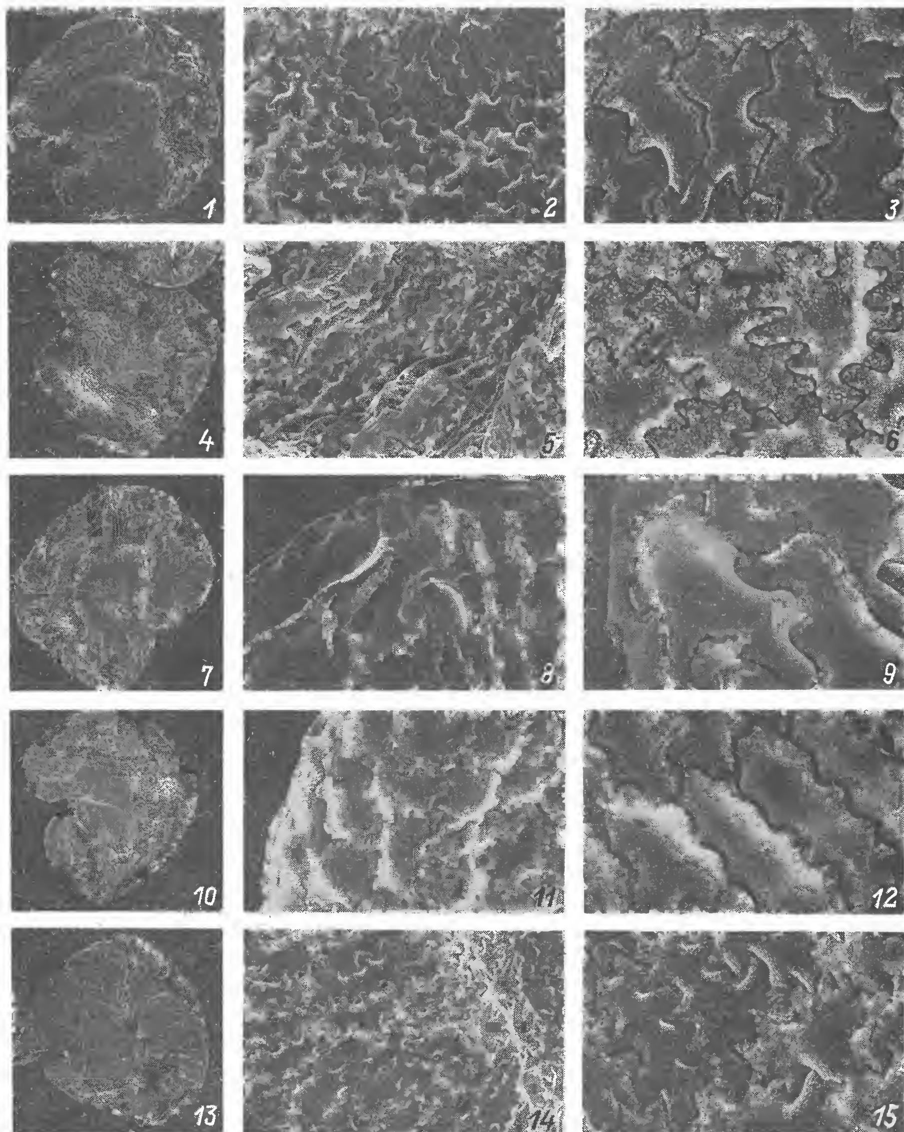


Таблица II. Структура поверхности семян *Gastrolychnis*.

1—3 — *G. apetala*; *4—6* — *G. angustiflora* subsp. *tenella*; *7—9* — *G. violascens*; *10—12* — *G. popovii*; *13—15* — *G. involucrata*. Увел. ×25 (*10*), ×30 (*7*), ×35 (*1*), ×40 (*13*), ×50 (*4*), ×200 (*2, 5, 8, 11, 14*), ×500 (*3, 6, 9, 12, 15*).

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 9. 1—160.